

# HETEROAUXIN UND POLARITÄT, MORPHOLOGISCHE UND ELEKTRISCHE, BEI COLEUS-STECKLINGEN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN  
DOCTOR IN DE LANDBOUWKUNDE  
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS  
DR H. M. QUANJER, HOOGLEERAAR IN DE  
PLANTENZIEKTENKUNDE, TE VERDEDIGEN  
VOOREEN DAARTOE BENOEMDE COMMISSIE  
UIT DEN SENAAT DER LANDBOUWHOOGE-  
SCHOOL OP WOENSDAG 14 JULI 1927

TE DRIE UUR DOOR

G. HELLINGA



H. VEENMAN & ZONEN\*— WAGENINGEN

## STELLINGEN

### I

Het groeistoftransport vindt in de plant niet plaats onder invloed van gemeten elektrische potentiaalverschillen.

### II

De resultaten van de onderzoekingen van REHM zijn onvoldoende om de hypothese van MEYER over het ontbreken van gemeenschappelijke houtvaten in vertakkingen te bestrijden.

REHM, S.: Planta Bd. 26, 1936, 256.

### III

Om het gedrag van verschillende boomsoorten in menging te kennen is een biologisch-morphologisch onderzoek van het wortelstelsel noodzakelijk.

### IV

De duurzaamheidseis is in de Reglementen voor den Dienst van het Boschwezen in Nederlandsch-Indië onvoldoende omschreven.

### V

In gereserveerde schermbossen, hetzij van nature aanwezig, hetzij door menselijk toedoen ontstaan, dient ook exploitatie een belangrijke plaats in te nemen.

### VI

Uitbreiding, en waar deze niet mogelijk is, althans behoud van de bestaande bosoppervlakte, is van groter belang voor de toenemende bevolking op Java dan uitbreiding van landbouwgrond.

### VII

De primaire oorzaak van het optreden van waterloten ligt in een verandering, die de kroon op de een of andere wijze ondergaat.

## VIII

Voor het verkrijgen van takvrij hout is de waarde van snoei, zowel in bosbouwtechnische als in oeconomische zin, slechts zeer betrekkelijk.

## IX

Voor oecologische lichtmetingen zijn de photo-electrische instrumenten te verkiezen boven de photo-chemische.

## X

De door MÜLLER en anderen aan de aardstralen gehechte betekenis voor de plantengroei wordt door hun onderzoekingen niet bewezen.

## XI

Om uit as-analyses van bladeren conclusies omtrent levensfuncties der planten met betrekking tot de minerale stoffen te trekken, is het noodzakelijk de weersomstandigheden in aanmerking te nemen.

ARENS, R.: Landw. Jahrb. Bd. 82, 1936, 453.

## VOORWOORD

Nu mijn studie aan de Landbouwhoogeschool met het gereedkomen van dit proefschrift ten einde loopt, wil ik op deze plaats een korte terugblik op mijn theoretische opleiding werpen en allen die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen mijn dank betuigen.

In de eerste plaats gedenk ik daarbij wijlen Professor VAN GULIK, bij wien ik het voorrecht had gedurende enige jaren college-assistent te zijn. Hoewel mijn studie zich in een andere richting bewoog, zijn mij de op het Laboratorium voor Natuurkunde onder zijn leiding opgedane ervaringen, ook weer bij de bewerking van dit proefschrift, zeer te stade gekomen.

De grote belesenheid van wijlen Professor HAM heeft een diepe indruk op mij gemaakt en zal mij steeds tot voorbeeld strekken.

Uw colleges, Hooggeleerde BEEKMAN en TE WECHSEL zullen in mijn toekomstige werkkring zeer zeker hun nut afwerpen. Voor de grote bereidwilligheid, mij steeds betoond, ook waar het aangelegenheden betrof buiten de studie staande, ben ik U grote dank verschuldigd.

U, Hooggeleerde JAGER GERLINGS en JESWIET dank ik voor het vele dat ik van U zowel theoretisch als op excursies heb mogen leren.

De besprekingen met U, Hooggeleerde PRINS en TENDELOO zijn voor de uitvoering van dit onderzoek voor mij van grote waarde geweest en ik dank U daar ten zeerste voor. Niet minder groot is mijn erkentelijkheid voor de onbekrompen wijze, waarop U beiden, evenals Professor VAN DER BURG uit uw instrumentarium kostbare toestellen voor lange tijd hebt beschikbaar gesteld voor mijn onderzoek.

Tallose malen ben ik in de gelegenheid geweest met U, Zeergeleerde Mejuffrouw GOUWENTAK, van gedachten te wisselen over de problemen, die zich bij het door mij behandelde onderwerp voordeden; dat deze discussies voor mij vruchtdragend zijn geweest, zal U bij het doorlezen van deze dissertatie wel gebleken zijn. Ik betuig U mijn grote dank voor de belangstelling door U in mijn werk betoond.

Tenslotte moge een woord van dank gericht zijn tot het personeel van het Laboratorium voor Plantkunde, in het bijzonder de Heren J. M. J. SMIT, B. W. SMIT en J. W. GJISBERS en tot het personeel der Bibliotheek dat mij in alle opzichten steeds van dienst is geweest.

# HETEROAUXIN UND POLARITÄT, MORPHOLOGISCHE UND ELEKTRISCHE, BEI COLEUS-STECKLINGEN

VON  
G. HELLINGA

## EINLEITUNG

In einer vorigen Mitteilung (GOUWENTAK und HELLINGA, 1935, weiterhin zitiert GH 1935) ist über die Wurzelbildung von Internodien-Stücken von Coleus-Stengeln unter dem Einfluss von künstlich zugeführtem Wuchsstoff berichtet worden. Die Arbeit findet man im nächsten Abschnitt kurz zusammengefasst. Es taten sich damals Einblicke auf in die Polarität, welche zur Fortsetzung dieser Arbeit anregten.

Im ersten Abschnitt vorliegender Abhandlung ist die Polarität als Literaturproblem behandelt und von einigen eigenen Versuchen erweitert worden. Der Frage nach den Ursachen der Polaritätserscheinungen, speziell bei Stecklingen, ist in den weiteren Abschnitten nähergetreten. Es ist dazu die in der Literatur verbreitete Meinung, nach welcher die Polarität durch Potentialunterschiede verursacht werde, experimentell geprüft worden. Aus diesen Experimenten ging hervor, dass am Steckling ein Potentialgefälle wirklich vorhanden ist, dass aber diese Potentialdifferenz nicht Ursache der auffallenden Polarität bei der Wurzelbildung sein kann. Zudem hat der künstlich zugeführte Wuchsstoff keinen Einfluss auf das Potentialgefälle gezeigt, dagegen hat die später einsetzende Wurzelbildung das ursprünglich vorhandene Gefälle herabgesetzt. Die Versuche beziehen sich hauptsächlich auf die nähere Feststellung der Polarität im Wuchsstofftransport, die Messung der Potentialdifferenzen unter verschiedenen Versuchsbedingungen, das Verhalten der Wurzelbildung im künstlichen elektrostatischen Feld und bei der Durchleitung schwacher galvanischer Ströme; daneben liegen eine Beobachtung über die polare Wirkung von Wundstoffen und schliesslich einige Daten anatomischer Natur vor. Als Versuchsobjekt dienten wiederum Coleus-Stecklinge. Für die freundliche Überlassung des Heteroauxins sei Herrn Professor Dr S. C. J. Olivier gebührender Dank gebracht.

## 1. ABSCHNITT

DIE POLARITÄT BEI DER BEWURZELUNG  
MITTELS HETEROAUXIN

Polaritätserscheinungen zeigt die Natur uns überall; die ersten experimentellen Kenntnisse derselben verdanken wir VÖCHTING, der im Jahre 1878 eine Antwort gab auf die Frage: „Durch welche Kräfte, innere sowohl wie äussere, wird der Ort der wichtigsten Neubildungen, der Wurzeln und Sprosse, an gegebenen Pflanzenteilen bestimmt?“

Bekanntlich erhielt er bei seinen Versuchen, welche hauptsächlich an Weidenzweigstücken vorgenommen wurden, das Ergebnis, dass diese Zweigstücke in feuchter Luft an ihrer morphologischen Basis Wurzeln trieben, an ihrem morphologisch oberen Ende dagegen Knospen und Zweige, auch wenn er sie verkehrt aufgestellt hatte. Hieraus zog er den Schluss, dass es eine innere, erbliche Kraft gebe, welche den Gegensatz zwischen Spitze und Basis, die Polarität also, bestimme. VÖCHTING schreibt hierüber: „Jedes isolierte Zweigstück ist der Träger einer Kraft, deren Bestreben dahin gerichtet ist, an der Spitze desselben Triebe, an der Basis Wurzeln zu bilden.“ Diese Polarität lässt sich nicht umkehren; sie wird dagegen modifizierend von der Schwerkraft beeinflusst, indem am verkehrt hängenden Zweig „Wurzeln auch mehr oder weniger entfernt von der Basis angelegt werden“.

Gelingt also eine Regeneration von Knospen auf den Nodien unter natürlichen Verhältnissen leicht, an Internodien ist sie bisher nicht beobachtet worden. SMITH (1925) sagt darüber: „Adventitious shoots have not been observed in nature. In an attempt to induce budding from the internode many stemcuttings and plants in pots were severed at an internode. No new buds were produced.“ Auch wir haben an unsern *Coleus*-Internodien nie Knospen-Regeneration gefunden, auch nicht, wenn künstlich Wuchsstoff zugeführt wurde, obgleich auch diese, ebenso wie die Wurzelbildung, mit Zellteilungsvorgängen anfängt. Die *Coleus*-Internodien, als Stecklinge behandelt, erscheinen also zur Regeneration von Knospen gar nicht befähigt.

Was die Regeneration von Wurzeln anbelangt, fanden GH 1935, dass beim normal gestellten Steckling eine apikale Gabe von etwa 0,01  $\gamma$  Heteroauxin nur an der Basis Wurzelbildung hervorruft; eine grössere Menge, z.B.  $\pm 20 \gamma$  je Steckling, veranlasst auch am apikalen Ende eines solchen Wurzelbildung; es sind somit in diesem Falle zwei wurzelnde Pole am Steckling vorhanden. Dagegen bildet sich bei einem invers stehenden Steckling bei jeder, jetzt basalen Gabe, die bloss nicht so gross sein darf, dass sie schädigt, immer nur ein einziger wurzelnder Pol aus und zwar am oberen = morphologisch basalen

Ende. Die Wurzeln treten nur nahe an der Schnittfläche auf. Diese durch Wuchsstoff induzierte Wurzelbildung unterliegt also keinem Einfluss der Schwerkraft, wie die natürlich entstandenen Wurzeln an den inversen Zweigstücken in den Versuchen VÖCHTING's.

Ähnliche Versuche über die Wurzelbildung an *Coleus*-Stecklingen mit gleichem Resultat hat ungefähr gleichzeitig FISCHNICH (1935) mitgeteilt. An *Tradescantia* wurde ein derartiges Ergebnis von MÜLLER (1935) erzielt.

Warum treten nun beim invers gestellten Steckling, dessen basalem Ende Wuchsstoff zugeführt wird, keine Wurzeln auf am morphologisch apikalen Ende? Hier gibt es allererst zwei Möglichkeiten; es ist denkbar dass:

1. der inverse Stand an sich die apikale Wurzelbildung verhindert, trotzdem der Wuchsstoff selbst die apikale Schnittfläche erreicht, oder dass
2. ein Wuchsstofftransport in apikaler Richtung durch irgendwelche Ursachen überhaupt nicht stattfindet oder doch nur in so geringen Mengen, dass sie zur Wurzelbildung nicht ausreichen.

Für den Wuchsstoff aus Orchideenpollinien stellte schon MAI (1934) fest, dass für diesen der zweite Fall zutrifft. Für das Heteroauxin sind weiter unten die beiden Möglichkeiten ausführlich (S. 8 ff.) untersucht worden und es hat sich gezeigt, dass auch hier die zweite zutrifft: es findet bei unsern *Coleus*-Internodien ein Längstransport nur statt in der Richtung von der Spitze nach der Basis.

Wie die Wurzelbildung, zeigte auch die Kallusbildung an Holzstecklingen (ROGENHOFER, 1936) eine Polarität. Unabhängig von dem Ort wo Heteroauxinpaste zugeführt wurde, entstand der Kallus nur am basalen Pol. Wie ROGENHOFER bemerkt, ist dies keine Folge der Schwerkraftwirkung, sondern einer inneren Polarität.

Einen einseitigen Längstransport kündeten schon die allerersten Ergebnisse der Wuchsstoffforschungen an. Bei der Gewinnung des natürlichen Wuchsstoffes aus Pflanzenorganen, dadurch dass diese auf Agarplättchen gestellt werden, kam sofort das polare Verhalten des Transportes zum Ausdruck. Stellte man diese Organe, seien es Blätter oder Wurzeln oder oberirdische Teile, invers auf die Plättchen, so diffundierte kein Wuchsstoff in den Agar hinein.

Dass wirklich im Innern der *Avena*-Koleoptile der axiale Auxintransport nur in basipetaler Richtung vorgeht, zeigten WENT (1927) und VAN DER WEY (1932): ein anfänglich wuchsstofffreies Koleoptilzylinderchen, an dessen Enden je ein wuchsstofffreies und ein wuchsstoffhaltiges Agarblöckchen angebracht war, liess nur dann Wuchsstoff in das wuchsstofffreie Blöckchen hineinwandern, wenn es an der basalen, das wuchsstoffhaltige aber an der apikalen Schnittfläche angebracht war.

Eine Polarität ganz anderer Natur und in der Querrichtung wird beim Wuchsstofftransport induziert in geotropisch reizbaren Teilen: in horizontal gelegten Koleoptilen sammelt sich der Wuchsstoff in die untere Hälfte des Organs (DOLK, 1930) an.

Über den Transport in der Wurzel widersprechen sich die vorliegenden Angaben. 1932 meinte GORTER, dass der Transport in der Wurzel keine Polarität zeige, indem derselbe in beiden Längsrichtungen gleich gross sei. CHOLODNY (1934) dagegen stellte fest, dass gerade wie im Stengel, auch in der Wurzel nur ein basipetaler Transport stattfindet. Letzterer Meinung hat sich GORTER 1936 auf Grund erneuter Versuche angeschlossen. Wurden Wurzelzylindern mit der basalen Schnittfläche auf Dextrose-Agar gestellt, so konnte nachher im Agar Wuchsstoff nachgewiesen werden; standen die Wurzeln mit der apikalen Schnittfläche auf Dextrose-Agar, so gelang dies nicht. Dasselbe Resultat erhielt auch NAGAO (1936). In Blättern stellte AVERY (1935) einen polaren Transport, nur in der Richtung Spitze → Basis, fest. Hieraus geht nun deutlich hervor, dass der Wuchsstoff, den meisten Angaben nach, nur in der Richtung Spitze → Basis transportiert wird.

Es fehlen aber die entgegengesetzten Meinungen nicht ganz. FABER (1936) verzeichnet in der Wurzel einen akropetalen sowie einen basipetalen Wuchsstofftransport, und zwar an ganz kurzen Wurzelstückchen, von 0,5–1 cm Länge. Es beobachteten weiter JOST und REISS (1936 u. 1937) an Haferkoleoptilen, welche mit der Basis in einer Wuchsstofflösung standen, ein gefördertes Wachstum den Kontrollen gegenüber; sie schlossen hieraus, in diesem Falle, auf einen akropetalen Wuchsstofftransport. In diesen Versuchen war ein Emporsteigen der Wuchsstofflösung längs der Aussenfläche oder gar durch Dochtwirkung längs der Plumula, nicht ausgeschlossen (VAN DER WEY, 1932). Der Vergleich einiger Versuchsreihen, bei denen diese illegale Benetzung ganz sicher sehr verschieden stark war, zum Teil auch durch Entfernung der Plumula, wird von den Autoren als Beweis angeführt, dass diese ohne Einfluss blieb: in allen Reihen war die Zuwachsbeschleunigung ungefähr dieselbe.

SNOW (1936) hat durch das Anbringen von einem Vaselinkragen einen möglichen apikalen Transport an der Oberfläche der Avena-Koleoptile entlang unterbunden. Unterhalb des Kragens brachte er eine Heteroauxinpaste an und erhielt dann Krümmungen auch oberhalb der Zuführungsstelle. Ein apikaler Transport ist also möglich; er wird von mehreren Seiten in das Gefässbündel und zwar in die Holzgefässe verlegt, was JOST und REISS aber ganz entschieden bestreiten (1937). Sie verstopften die Gefässe mit erstarrender Gelatine und schlossen aus den so erhaltenen Ergebnissen, dass die Gefässe zwar am Auxintransport in beiden Richtungen beteiligt sind, dass



dieser aber auch ohne sie und zwar wieder in beiden Richtungen möglich ist.

Eine ähnliche Versuchsaufstellung wie JOST und REISS hat auch COOPER (1936) mit holzigen Stecklingen angewendet und er konnte keinen Transport des Wuchsstoffes von der Basis nach der Spitze feststellen. In später zu beschreibenden Versuchen, erhielt ich dasselbe Resultat mit *Coleus*-Stecklingen.

In der intakten Pflanze zeigt der Transport des natürlichen Wuchsstoffes auch ein polares Verhalten. Der Transport in basaler Richtung wurde für den Anreger der Kambiumtätigkeit (auch Wuchsstoff) von SNOW (1932) und SÖDING (1936) gezeigt. In derselben Arbeit beobachtete SNOW die basipetale Leitung des, von den Endknospen ausgehenden und das Austreiben der Seitenknospen hemmenden Wuchshormons; diese wurde auch von SKOOG and THIMANN (1934) festgestellt.

Das von CHOLODNY (1935) mit dem Namen „Blastanin“ bezeichnete Keimungshormon, das in enger Beziehung zu den Auxinen steht, zeigt auch einen polaren Transport.

Anders liegen jedoch die Verhältnisse, wenn bei der intakten Pflanze auf künstliche Weise Wuchsstoffzufuhr erfolgt. An der *Coleus*-Pflanze sind hierüber verschiedene Beobachtungen gemacht im LAIBACH-schen Laboratorium. Man vergleiche hierzu die Mitteilungen von LAIBACH und FISCHNISCH von 1936<sup>1</sup>. Bewegungen der Blätter und Wurzelbildung traten auch auf oberhalb der Stelle wo Heteroauxinpaste aufgetragen war. In dieser Arbeit zeigen die genannten Forscher, dass die Polarität des Wuchsstofftransportes keine vollkommene ist. Es gelang ihnen nämlich am *Coleus*-Blatt den künstlich zugeführten Wuchsstoff zu zwingen auch akropetal zu wandern und zwar durch Unterbindung der direkten basipetalen Abfuhr mittels entsprechender Einschnitte. AVERY (1935) zeigte für den natürlichen Wuchsstoff im Blatt einen polaren Transport.

HITCHCOCK and ZIMMERMAN (1935, 1936) erzielten im Stengel intakter Pflanzen einen Wuchsstofftransport in apikaler Richtung, indem sie der Erde, in welcher ihre Versuchspflanzen standen, Heteroauxin in wässriger Lösung zuführten. Sie beobachteten nachher an den Pflanzen epinastische Krümmungen und Wurzelbildung infolge dieser Wuchsstoffzufuhr. Dieser apikale Transport wird meistens dem Transpirationsstrom zugeschrieben; unter diesen Umständen ist kein polares Verhalten beim Wuchsstofftransport nachzuweisen.

Die Polarität im Wuchsstofftransport äussert sich also vor allem, wenn mit isolierten Stengelteilen gearbeitet wird; die Richtung des Transportes ist dann immer nach der Basis hin, sowohl für den natürlichen Wuchsstoff als für den künstlich zugeführten. Der intakten Pflanze zugeführter Wuchsstoff kann aber auch in akropetaler Richtung wandern und dies geschieht dann allem Anschein nach durch die Gefässe.

### *Eigene Versuche.*

Oben ist schon erwähnt worden, dass auch die *Coleus*-Stecklinge einen polaren Transport zeigen und zwar nur in der basalen Richtung. Bei unsern oben angeführten Versuchen wurde die Heteroauxinpaste immer am oberen Ende zugeführt, sowohl bei den normal gestellten als bei den inversen Stecklingen, während das untere Ende in Wasser tauchte. Bei dieser Versuchsaufstellung wirkt die Schwerkraft immer im gleichen Sinne als die Transportrichtung. Es wurde an invers stehenden Stecklingen nur Wurzelbildung an dem oberen Ende beobachtet und auf S. 5 wurde schon die Frage aufgeworfen, ob vielleicht doch Transport auftritt und eben durch den inversen Stand keine Wurzelbildung erfolgte.





Diese schon 1935 publizierten Versuche wurden nun dahin erweitert, dass die Heteroauxinpaste jetzt an das untere Ende angebracht wurde, d.h. bei normal gestellten Stecklingen an die morphologische Basis und bei den invers gestellten an die morphologische Spitze. Die Schwerkraft wirkt bei dieser Versuchsaufstellung im entgegengesetzten Sinn als ein etwaiger Transport. Bei dieser Anordnung dürften die Stecklinge nicht mit ihrem unteren Ende im Wasser stehen, weil sonst ein Hinausdiffundieren des Wuchsstoffes aus der Lanolinkappe zu befürchten stand; sie wurden darum in einem feuchten Raum aufgehängt. Auf einem mit Wasser gefüllten Teller stand ein kleines Holzgerüst, an welchem die Stecklinge mittels Baumwollgarn befestigt wurden. Das Gerüst wurde unter eine mit feuchtem Fliesspapier ausgeschlagene Glasglocke gestellt. Die Stecklinge blieben ganz frisch bei dieser Aufstellung und auch die entstandenen Wurzeln trockneten nur ein, wenn man die Glocke zu lange abhob.

Es wurden nun die folgenden Serien gebildet:

1. Stellung normal; Wuchsstoff auf der morphologischen Spitze (Heteroauxin also oben);
2. Stellung invers; Wuchsstoff auf der morphologischen Spitze (Heteroauxin also unten);
3. Stellung normal; Wuchsstoff auf der morphologischen Basis (Heteroauxin also unten);
4. Stellung invers; Wuchsstoff auf der morphologischen Basis (Heteroauxin also oben).

Jeder Steckling erhielt etwa 25  $\gamma$  Heteroauxin.

Die Anzahl der entstandenen Wurzeln gibt die Tabelle:

1.		morph. Spitze	4	4	4	7	4	6	29 insgesamt	
		„ Basis	7	5	11	14	10	8	55	„
2.		„ Basis	8	9	4	8	7	4	40	„
		„ Spitze	3	2	3	6	8	4	26	„
3.		„ Spitze	0	0	0	0	0	0	0	„
		„ Basis	2	0	6	4	5	5	22	„
4.		„ Basis	8	6	6	0	2	8	30	„
		„ Spitze	0	0	0	0	0	0	0	„

Auch wenn die Schwerkraft der Transportrichtung entgegen wirkt, tritt also an beiden Enden des Stecklings Wurzelbildung auf (2. Versuchsreihe); der Wuchsstoff wird hier gegen die Schwere hinaufbefördert. Wird der Wuchsstoff an der Basis zugeführt, dann nur dort Wurzelbildung, ungeachtet der Stellung im Raume. Ein Transport in der Richtung Basis → Spitze zeigt sich nicht. Von einer auch nur modifizierenden Wirkung der Schwerkraft fehlt jede Andeutung. In der 4. Versuchsreihe ist es nicht die inverse Stellung an sich, welche die Bewurzelung der Spitze verhindert, sonst müsste auch in der 2. Reihe die Wurzelbildung an der Spitze fehlen.

Dass auch bei der Bewurzelung der Kontrollstecklinge, die sich also mehr unter natürlichen Verhältnissen bewurzeln, die Schwere nicht den geringsten Einfluss ausübt, zeigt die Bewurzelung am oberen (= basalen) Ende von inversen Kontrollstecklingen (siehe Abschnitt 4).

Dasselbe Resultat wie oben wurde auch erhalten wenn die Stecklinge in einer Wuchsstofflösung gestellt waren. Standen sie mit der Basis in derselben, so trat keine Wurzelbildung an der Spitze auf. Befand sich die Spitze in der Lösung, sodass wieder die gewöhnliche Transportrichtung innegehalten werden konnte, so bildeten sich auch Wurzeln an der Basis. Tabelle 1.

TABELLE 1

	Serie 1	Serie 2	Bemerkungen
	Normal, $\pm 25 \gamma$ Wuchsstoff	Normal, Wasser	
Spitze . . .	0	0	Wurzeln an der eingetauchten Basis also sehr zahlreich.
Basis . . .	156	1	
	Serie 3	Serie 4	
	Invers, $\pm 25 \gamma$ Wuchsstoff	Invers, Wasser	
Basis . . .	36	3	Die Wurzeln an der aufragenden Basis stehen schräg nach oben, als wären sie bei normaler Stellung gebildet und der Steckling nachher umgekehrt.
Spitze . . .	56	0	

Das polare Verhalten im Wuchsstofftransport tritt also auch hier wieder deutlich hervor; der inverse Stand zeigt sich kein Hindernis für die Bewurzelung und aus derselben Serie (3) geht hervor, dass die Schwerkraft sich nicht gelten lässt.

Versuche, wobei der Wuchsstoff als wässrige Lösung der Pflanze zugeführt wird, sind, wie schon in der Literaturübersicht erwähnt wurde, auch ausgeführt von HITCHCOCK und ZIMMERMAN an intakten Pflanzen (1935) und an Stecklingen (1936). Für holzige Stecklinge fanden sie eine weit kräftigere Wirkung der gleichen Wuchsstoffmenge, falls sie in Wasser gelöst dargeboten wurde als in Lanolinpaste. Dasselbe teilt auch COOPER (1936) mit und aus Tabelle 1 geht hervor, dass dies auch stimmt für die kräftigen Coleus-Stecklinge. Die Wurzelzahl an der eingetauchten Basis von normal gestellten Stecklingen ist viel grösser als bei Lanolinwuchsstoff; es bilden sich eben die Wurzeln über der ganzen eingetauchten Strecke, bei der Wuchsstoffpaste nur nahe an der Schnittfläche.

Ich möchte zu der Arbeit COOPER's noch folgendes bemerken: er fand bei seinen holzigen Stecklingen auch keinen Transport in apikaler Richtung. Bei intakten Pflanzen hält er aber einen Transport mit dem Transpirationsstrom für möglich. Bei den hier mitgeteilten Versuchen mit Coleus ist diese Möglichkeit, auch wegen der Versuchsanordnung (Paste auf der Schnittfläche), wohl auszuschliessen, weil auch aus unten noch zu beschreibenden Versuchen hervorgeht, dass niemals Wuchsstoff am apikalen Ende gezeigt werden konnte, wenn die Zufuhr am basalen Ende geschah.

Aus seinen weiteren Versuchen meint COOPER schliessen zu können auf das Bestehen eines Stoffes „Rhizokalin“ der angezogen und aktiviert werden soll

von dem Heteroauxin, das auf irgend eine Weise appliziert worden ist. Wenn er nämlich die Basis der Stecklinge mit einer starken Wuchsstofflösung behandelt, nach eingetretener Bewurzelung das bewurzelte Ende abschneidet und schliesslich das neue untere Ende wieder in eine Heteroauxinlösung stellt, so treten nicht mehr Wurzeln auf als bei nicht behandelten Stecklingen. Die Ursache hiervon sucht COOPER in dem Verbrauch eines hypothetischen Stoffes, der neben dem Heteroauxin für die Bewurzelung erforderlich sein sollte; dieser Stoff, das Rhizokalin, könnte dann bei der ersten Bewurzelung aus dem Steckling verschwunden sein und demnach bei der zweiten Bewurzelung begrenzend wirken.

GH, Seite 8, 1935, haben derartige Versuche beschrieben; die Stecklinge waren nicht in einer Lösung gestellt, sondern die Wuchsstoffzufuhr geschah mittels Paste. Von den Stecklingen wurde nach der Bewurzelung mittels Heteroauxin die beiden bewurzelten Enden abgeschnitten und abermals Wuchsstoff gegeben; ausserdem wurde ein Teil dieser Stecklinge in eine Glykoselösung gestellt und die Bewurzelung dieses Teiles war nun viel stärker als die der Stecklinge, welche in Wasser standen. Hieraus geht nun wohl hervor, dass bei einer abermaligen Bewurzelung die Nährstoffe „limiting factor“ sind. Neben Wuchsstoff sind für die Bewurzelung Nährstoffe erforderlich. Wenn eine starke Bewurzelung aufgetreten ist, dann ist auch viel Nährstoff aus dem Steckling verschwunden. Wenn nun der Steckling abermals zur Wurzelbildung angeregt wird, dann muss die Bewurzelung wohl gering bleiben wegen Mangels an Nährstoff; dieser Mangel kann durch Glykosezufuhr aufgehoben werden. Im Licht wird ein grüner Steckling wenigstens einen Teil der erforderlichen Nährstoffe für die Bewurzelung fortwährend neu bilden können; im Dunkeln dagegen nicht. Tatsächlich bilden die Coleus-Stecklinge am Licht mehr Wurzeln als im Dunkeln. Holzige Stecklinge wie COOPER benutzte, werden aber im Licht wenig assimilieren. Die Erklärung des von ihm gefundenen Unterschieds bei zweimaliger Bewurzelung desselben Stecklings liegt meines Erachtens in dem auftretenden Nährstoffmangel und man braucht nicht die Annahme des für die Bewurzelung neben Wuchsstoff notwendigen Rhizokalins. Auch wird eine Erklärung der Wurzelbildung an einem normal gestellten Steckling mit Hilfe der Rhizokalintheorie einen gezwungenen Charakter bekommen.

Im Anschluss an einer Mitteilung von LAIBACH (1936), worin angenommen wird, dass im Dunkeln ein Stoff gebildet wird, der das Streckungswachstum von nicht verdunkelten Teilen einer Pflanze fördert oder das Reaktionsvermögen der Zellen gegenüber Wuchsstoff in nicht verdunkelten Teilen steigert, meinen CORDES und LAIBACH (1936) auch für die Wurzelbildung einen zweiten Wachstumsfaktor annehmen zu müssen. Sie begründen die Anwesenheit dieses Stoffes folgenderweise: „Wird ein intaktes Coleus-Blatt mit Heteroauxinpaste behandelt, so ist die Adventivwurzelbildung am Stengel unterhalb des Blattes stärker als nach Behandlung eines Blattes dessen Spreite bis auf die Mittelrippe entfernt worden ist.“ Ich möchte hierzu bemerken, dass die Abfuhrmöglichkeit des Wuchsstoffes bei dem intakten Blatt vielleicht günstiger ist, als wenn nur die Mittelrippe übrig bleibt. Ausserdem wird auch durch ein intaktes Blatt natürlich viel mehr Nährstoff gebildet und abgeführt als durch ein „Blatt“ dessen Spreite entfernt worden ist.

Ich sehe also vorläufig noch nicht die Notwendigkeit um ausser dem Wuchsstoff noch andere Stoffe von der Art des „Dunkelstoffes“ oder des „Rhizokalins“ für die verschiedenen Wachstumsprozesse anzunehmen; angenommen natürlich die Nährstoffe.

Das Resultat von S. 9, streng polarer Wuchsstofftransport in morphologisch basaler Richtung, wurde von folgenden Versuchen bekräftigt;

es zeigte sich nl., dass aus inversen Stecklingen weder Wuchsstoff ins Wasser übergeht, noch in deren unterem morphologisch apikalem Ende sich anhäuft. Die Versuche wurden mit 20 inversen Stecklingen angestellt, jeder Steckling erhielt oben eine Lanolinkappe mit 100  $\gamma$  Heteroauxin; die Objekte standen in möglichst wenig Wasser. Jeden Tag wurde dieses Wasser ersetzt und sofort dessen etwaiger Wuchsstoff extrahiert. Dies geschah in der von THIMANN (1934) angegebenen Weise, mittels Chloroform, welches zuvor sicherheitshalber nach der Methode GARBARINI (1908/1909) peroxydfrei gemacht worden war. Nach Ausschütteln, Abdampfen des eventuell wuchsstoffhaltigen Chloroforms, Aufnehmen des Restes in wenig Wasser und Aufreiben mit Wollfett, wurde die erhaltene Paste im Eisschrank aufbewahrt. Dieses Verfahren wurde bis zum Auftreten von Wurzeln am oberen Ende der Stecklinge fortgesetzt. Die so aufgesammelte Paste wurde nun an 10 neuen Stecklingen auf Wuchsstoff geprüft; das Resultat zeigt Tabelle 2; also kein Hinaustreten von Wuchsstoff ins Wasser.

TABELLE 2

	Wurzeln, insgesamt	
	Versuch	Kontrolle
An der Spitze . . . .	0	0
An der Basis . . . .	10	15

Zuvor war kontrolliert worden, dass eine wässrige Lösung von 100  $\gamma$  reinem Heteroauxin in derselben Weise behandelt, seine Wirkung nicht verloren hatte; gross ist aber die Ausbeute nicht. Der Versuch wurde mit 5 Stecklingen angestellt. Wäre die Extraktion vollständig gewesen, so hätte jeder Steckling ungefähr 20  $\gamma$  Heteroauxin bekommen, was genügt um oben und unten Wurzelbildung hervorzurufen. Jedoch war nur unten die Anzahl der gebildeten Wurzeln ziemlich gross (an 5 Stecklingen insgesamt unten 24, oben 2 Wurzeln), sodass man annehmen muss, dass die Extraktion nicht vollständig ist; die Extraktionsmethode zeigt sich aber brauchbar.

Zudem wurde von den oben genannten Stecklingen eine Scheibe von 1,5-2 mm Dicke abgeschnitten und deren je zwei an 10 Versuchsstecklingen auf Wuchsstoff geprüft. Auch hier übersteigt die Wurzelzahl diejenige der gewöhnlichen Wundstoffwirkung nicht (Tabelle 3).

TABELLE 3

	Wurzeln, insgesamt	
	Versuch	Kontrolle
An der Spitze . . . .	0	0
An der Basis . . . .	22	9

Die Anzahl Wurzeln an den einzelnen Versuchsstecklingen gebildet war: 0, 0, 3, 5, 6, 3, 1, 2, 2, 0 → insgesamt 22 Wurzeln; diese etwas höhere Zahl wie üblich wurde hauptsächlich von zwei stark reagierenden Stecklingen geliefert, die 5 bzw. 6 Wurzeln hatten; ich wage es aber dennoch auch diese Wurzeln als Wundstofferzeugnisse zu deuten; bei früheren Versuchen (1935) haben wir auch einmal an 10 Kontrollstecklingen insgesamt 29 Wurzeln gezählt. Sodann hätte auch das abgeschnittene untere (d.h. morphologisch apikale) Ende der inversen Stecklinge keinen Wuchsstoff abgegeben.

Ein Transport in der Richtung Spitze → Basis ist also immer vorhanden, sowohl bei den normal gestellten Stecklingen, wo also die Schwerkraft mitwirkt, als bei den invers stehenden, wo also die Schwerkraft in entgegengesetzter Richtung wirkt und doch der Wuchsstoff an der Spitze appliziert, emporgeht.

Ein Transport in der Richtung Basis → Spitze tritt bei Stecklingen niemals auf. Die Schwerkraft beeinflusst in unserem Fall den Wuchsstofftransport überhaupt nicht, auch nicht nur modifizierend. Der natürliche, in Wurzeln und Stengeln anwesende Wuchsstoff wird jedoch wohl von der Schwerkraft beeinflusst; wenn diese Organe in geotropischer Reizlage gebracht werden, sammelt sich dieser Wuchsstoff im unteren Teil an (CHOLODNY, 1926).

Die Polarität im Transport lässt sich also nicht umkehren, auch nicht, wie LE FANU (1936) mitteilt, wenn eine starke Wuchsstoffkonzentration am basalen Ende zugeführt wird. Eine Abänderung erfährt aber die Polarität durch eine grössere Heteroauxingabe an normal gestellten Stecklingen, indem dann an der Basis und an der Spitze Wurzeln entstehen.

Der Transport des Wuchsstoffes im Steckling wird also nur von inneren Kräften reguliert. Welche diese Kräfte sind, die den polaren Transport zustande bringen, darüber sind wir nur wenig informiert.

## 2. ABSCHNITT

### ELEKTRISCHE POLARITÄT UND WUCHSSTOFFTRANSPORT

#### *Zur Einführung.*

Im vorigen Kapitel wurde dargetan, dass der Längstransport der Wuchsstoffe, vor allem in abgeschnittenen Teilen, sich vorzugsweise oder ausschliesslich in der Richtung von der Spitze nach der Basis vollzieht.

Zur Erklärung dieser Polarität liegen einige Suggestionen vor, welche einer experimentellen Prüfung kaum zugänglich sind, indem man die Ursachen einfach in weiter unbekannten Eigenschaften des Proto-

plasmas verlegt. Wenn damit auch wenig gewonnen ist, so muss ich mich auf Grund meiner Gesamtergebnisse auch zu dieser Ansicht bekennen. WENT gab aber eine Hypothese, welche sich prüfen lässt und welche somit als Arbeitshypothese brauchbar war. Diese Hypothese hat einerseits die bestehenden (oder angeblich bestehenden) elektrischen Potentialdifferenzen am Pflanzenkörper, anderseits die Säurenatur der Wuchsstoffe zur Erklärung herangezogen und diese zwei Tatsachen in folgender Weise in Zusammenhang gebracht.

Einerseits sind alle Wuchsstoffe der Auxingruppe Säuren und indem nicht alle Säuren, wohl aber viele Salze von Wuchsstoff als Wuchsstoff wirken, muss ihre Wirkung dem Anionenteil zugeschrieben werden wie jetzt allgemein angenommen wird. Dieser wirksame Anteil hätte also in wässriger Lösung eine negative Ladung. Anderseits wird angegeben, dass z.B. bei *Impatiens*-Stecklingen die Spitze eine negative, die Basis dagegen eine positive Ladung aufweist. Die Hypothese geht nun darauf hinaus, dass die negativ geladene Spitze die negativen Anionen abstossen müsste, während die positive Basis dieselben anziehe; damit wäre die Polarität im Transport auf die bestehenden Potentialdifferenzen zurückgeführt.

Auf dem ersten Blick mutet dieser Gedanke in physikalisch-chemischer Beziehung etwas allzueinfach an. Die Potentialdifferenzen sind ganz geringfügig und im Pflanzenkörper finden sich viele und vielerhande Anionen vor; weshalb muss nun eben dieses Wuchsstoffanion, welches doch nur in ganz geringen Konzentrationen vorliegt, von der Potentialdifferenz verschoben werden? — Wenn, so fragt sich weiter, das Potentialgefälle die Wuchsstoffanionen mit deren Ladungen verschoben, und somit Arbeit geleistet hat, muss es eben durch diese Arbeitsleistung abnehmen oder im Anbetracht seines äusserst geringen Wertes, gar verschwinden, es sei denn, dass eine stetig hinreichend ergiebige elektromotorische Kraft vorhanden wäre, um das Gefälle dauernd aufrecht zu halten. Ist eine solche, wenn auch nur augenblickliche Potentialsenkung bei oder bald nach dem Anbringen der Wuchsstoffgabe festgestellt worden oder lässt diese sich etwa noch feststellen? Oder hat man die Existenz einer solchen elektromotorischen Kraft nachgewiesen bzw. lässt diese sich nachweisen?

Falls man eine solche stetige elektromotorische Kraft im Steckling auffinden könnte, welche etwa wie im galvanischen Element der Spitze immer negative, der Basis immer positive Elektrizität zuführen sollte, so müsste diese Kraft selbst dahin wirken, dass sich an der Spitze die negativen Ionen, an der Basis aber die positiven ansammeln; es ist nicht sofort einzusehen, wie dann die so entstandene Potentialdifferenz ihrerseits noch wieder die Wuchsstoffanionen basalwärts befördern könnte, ohne dass sie von der genannten elektromotorischen Kraft in umgekehrter Richtung dirigiert würden. Tatsächlich gibt es



Forscher, welche sich die Sache andersum überlegen und die Wuchsstoffionenverschiebung als *Ursache* der Potentialdifferenz betrachten. Nach ihnen liegen die tatsächlichen Potentialverhältnisse gerade umgekehrt als oben angegeben; sie nehmen die Spitze positiv der Basis gegenüber, und zwar auf Grund ihrer entgegengesetzten Versuchsergebnisse. Auch hier fragt sich aber sofort, weshalb unter den vielen vorhandenen Ionenarten nun eben die Wuchsstoffanionen basalwärts speditiert werden und zweitens bleibt die Frage nach dem Sitz der E.M.K. gleichfalls völlig offen.

Allerdings liegt ein Versuch vor, in der zweiten Betrachtungsweise die Ursache der elektromotorischen Kraft ausserhalb der Pflanze und zwar in die Schwerkraft zu verlegen. Es sollte nach ihm das Wuchsstoffanion durch sein grösseres Gewicht den leichteren Kationen gegenüber nach unten verschoben werden oder durch andere schwerkraftbedingte Ursachen (BRAUNER's geoelektrischen Effekt), sind doch Wuchsstoffverschiebungen durch die Schwerkraft wirklich festgestellt worden und zwar in der Querrichtung an Organen in geotropischer Reizlage. Trotzdem ist der genannte Versuch zur Erklärung der Polarität kaum ernst zu nehmen angesichts der Tatsache, dass nach ihr die Transportrichtung immer senkrecht nach unten gekehrt sein müsste, während sie an Wurzeln und an invers gestellten Stecklingen gerade aufwärts zeigt! Ein Einfluss der Schwere gibt sich hier nicht zu erkennen (S. 9). Zur Behebung dieser Schwierigkeit wurden Hilfs-hypothesen aufgestellt, welche später zu diskutieren sind.

So gibt die gedankliche Verknüpfung des Wuchsstofftransportes mit den Potentialdifferenzen zu allerhand Fragen Anlass, welche einer experimentellen Prüfung zugänglich sind. Es besteht zudem eine nicht geringe Literatur über einen vermeintlichen Einfluss von künstlichen wie natürlichen elektrischen Feldern auf dem Pflanzenwuchs; wenn auch dieses Schrifttum über die sogenannte Elektrokultur vielfach arg dilettantisch anmutet und von Kontroversen strotzt, so muss man immer die Möglichkeit offen lassen, dass schliesslich doch *etwas* dran sein könnte und es wäre denkbar, dass die entwickelten Gedanken in der Wuchsstoffforschung einen Angriffspunkt darbieten könnten.

Wenn schon durch obige Überlegungen eine experimentelle Prüfung der genannten Fragen hinreichend verantwortet wäre, so ist sie dies um so mehr, als schon Ergebnisse solcher Prüfungen vorliegen, jedoch ohne dass Einstimmigkeit erreicht wäre. So hat man z.B. eine Querverschiebung des Wuchsstoffes herbeizuführen versucht, indem man die Versuchsobjekte in einem starken künstlichen elektrischen Felde wachsen liess. Es sind dabei wirklich reproduzierbare Krümmungen erzielt worden. Von diesen und ähnlichen Versuchen wird in den nachfolgenden Kapiteln die Rede sein; allererst wollen wir aber

die Potentialdifferenzen selbst und deren Änderungen nach einer Wuchsstoffgabe einer Nachprüfung unterziehen.

#### *Literatur.*

Eine Messung elektrischer Potentialdifferenzen zwischen verschiedenen Pflanzenteilen wurde 1883 ausgeführt von MÜLLER-HETTLINGEN; diese aber führt an, dass schon 1854 BUFF an verwundeten Stellen ein elektronegatives Potential gefunden hatte den nicht verwundeten gegenüber, und dass 1871 HERMANN diese Tatsache aufs neue feststellte. Seitdem haben manche Untersucher den Einfluss der Verwundung auf die elektrische Beschaffenheit des Organs nachgeprüft, nach viel verbesserten Methoden, aber das Resultat hat sich nicht geändert. JOST (1926) spricht von dem negativierenden Effekt der Verwundung, welcher aber schnell wieder ausklingt. KÜMMEL (1930), sowie BURGE and KROUSE (1935) fanden auch die Wundstelle negativ entfernteren Stellen gegenüber; letztere arbeiteten an Tomaten unter Anwendung nicht polarisierbarer Elektroden und eines empfindlichen Galvanometers.

Ein ähnliches Verhalten zeigen gereizte Stellen eines Pflanzenorgans; die Reizung fand auf mechanischem oder elektrischem Wege statt und zwar mit dem Erfolg, dass sich die gereizten Stellen immer negativ erwiesen (z.B. BOSE, 1919; BÜNNING, 1934, DRAWERT, 1937).

Die Ergebnisse der Untersuchungen über diese Erscheinungen stimmen also völlig überein. Ganz anders steht es um die Verteilung positiver und negativer Potentiale an intakten Pflanzen; die diesbezüglichen Angaben widersprechen sich sehr oft und dieser Umstand macht das Theoretisieren über den Zusammenhang der Potentialdifferenzen mit dem Wuchsstofftransport zu einer misslichen Sache.

Ich möchte sofort ein Beispiel von diesen Streitigkeiten herausheben; PFEFFER (1904) teilt S. 870 seiner „Pflanzenphysiologie, II“ mit, dass sich die Blattrippe in der Regel positiv verhält gegen das Mesophyll; zu demselben Schluss kommt auch WENT (1932) aus Literaturzitate. Dagegen sagt BAINES (1918), dass alle Teile einer Pflanze, welche „in direkter Verbindung mit der Erde stehen“, als da sind Wurzeln, Gefäße, Rippen, negativ sind und die (da)zwischen liegenden Teile positiv.

HERMANN (1871) stellte fest, dass bei Keimpflanzen die Wurzelspitze elektronegativ ist gegen die Samenschale. MÜLLER-HETTLINGEN (1883) erweiterte diese Versuche und fand, wie HERMANN, die Samenschale positiv jedoch gegen *alle* andere Pflanzenteile.

Ausgedehnte Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Elektrizität und Pflanzenwachstum machte BOSE (1919, 1920). Er ging dem Effekt eines elektrischen Stromes nach und fand das Wachstum von der Stromrichtung abhängig. Ähnliche Versuche bei welchen

elektrische Ströme durch Pflanzenorgane geführt werden, wie sie auch LUND (1924/'25) an *Obelia* in Zusammenhang mit dem ausgesprochenen polaren Knospenwachstum dieses Polypenstocks ausführte, habe ich auch angestellt; sie werden im nächsten Abschnitt aufgeführt.

Nach elektrostatischer Messmethode haben LUND und KENYON (1927) die Verteilung des Potentials an Zwiebelwurzeln festgestellt. Letzten Endes wurde bei diesen Messungen der Kontakt zwischen der Wurzeloberfläche und den ableitenden Elektroden durch fließendes Wasser hergestellt. Das so gemessene Potential lässt sich aber schwer bewerten; ob es überhaupt etwas aussagt über die im Innern der Wurzel herrschenden elektrischen Zustände ist unsicher. Sie fanden die Spitze positiv gegen die Basis; das gefundene Potentialgefälle bringen sie mit der Atmung in Beziehung. In der Zone des höchsten positiven Potentials wird auch Methylenblau am schnellsten reduziert, sie ist also die Zone der stärksten Atmung und auch diejenige des grössten Streckungswachstums. Diesem Zusammengehen von Wachstum und Positivierung wird man im Schrifttum sowie in der vorliegenden Arbeit öfters begegnen.

Im Gegensatz zu diesem Resultat stellten AMLONG und BÜNNING (1934) an Wurzeln von *Helianthus*-Keimpflanzen fest, dass die Wurzelspitze sich gegen die Basis negativ verhält. Obgleich das Versuchsobjekt ein anderes ist, ist das entgegengesetzte Resultat doch befremdend, wenn der Befund LUND's (und auch MARSH's, 1928), nämlich dass grosse Atmungsintensität zusammengeht mit einem positiven Potential, zutrifft. Die LUND'sche Auffassung wird auch bestritten von STERN (1933), der darauf hinweist, dass die von LUND verwendeten Elektroden nicht indifferent sind und von RAMSHORN (1934), der einen Unterschied auffand zwischen den Kurven für Wachstum und elektrisches Potential einerseits und den Atmungskurven anderseits.

Den Befunden von AMLONG und BÜNNING schliessen sich PRAT und MALKOVSKY (1927) und BEUTNER (1933) an; nach ihnen sollen sowohl bei Pflanzen als bei Tieren die schnellwachsenden Teile gegen die langsam wachsenden negativ sein, und zwar bei Tieren diejenigen Teile wo die Zellteilungen schnell auf einander folgen, bei Pflanzen die Zonen stärksten Streckungswachstums.

Die Versuche von DE HAAN (1936) deuten jedoch wieder auf das Gegenteil. Dieser fand, mittels der Färbmethode, die konvexe Seite einer gekrümmten Wurzel, welche also am stärksten wächst, positiv gegen die konkave Seite. Auch KELLER (1932) fand in den Wurzeln mittels der Vitalfärbungsmethode die Streckungszone positiv, die übrigen Wurzelteile negativ.

Ungefähr gleichzeitig mit der Publikation von AMLONG und BÜNNING erschien eine von RAMSHORN (1934) der, wie LUND, auch gefunden hat, dass die Spitze der Wurzel positiv, die Basis negativ ist.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass für die Wurzel einander sehr widersprechende Ergebnisse verzeichnet sind; meinen eigenen Versuchen nach halte ich aber die Annahme, nach welcher die wachsende Spitze positiv, die Basis negativ sei, für richtig.

Die Potentialverteilung an oberirdischen Pflanzenteilen ist auch vielfach untersucht worden. LUND (1929/'31) hat Messungen ausgeführt an *Pseudotsuga Douglasii* und gefunden, dass apikale Teile sich positiv verhalten gegen basale. Die Kontakte wurden dadurch hergestellt, dass Bleielektroden tauchten in Wasser, welches in undurchlässigen Schalen um den Stamm angebracht war. Auch bei solchen Elektroden scheint mir die Bewertung der Messergebnisse schwierig, weil man nicht entscheiden kann ob man ein nur auswendig über die Stammoberfläche verlaufendes Potentialgefälle, oder ein Potential im Innern des Stammes, oder vielleicht beide misst.

Eine ähnliche Potentialverteilung, diesmal aber zwischen Blatt und Stamm hat UMRATH (1928) gefunden; das Blatt war positiv gegen den Stamm. Blatt und Stamm sind wieder positiv gefunden gegenüber den Wurzeln nach BEUTNER (1933). Von MARINESCO (1931) jedoch, wurde das Gegenteil festgestellt; er fand die Wurzeln positiv, die oberirdischen Teile negativ. REHM (1936) stellte fest, dass eine Stelle oberhalb eines Knotens sich negativ verhält gegen eine Stelle kurz unterhalb desselben Knotens und gegen Stellen auf Seitenstengeln an diesen Knoten. Manchmal aber ist die Sachlage umgekehrt, wie er bemerkt.

In Übereinstimmung mit LUND fand auch RAMSHORN (1934) die Spitze eines Pflanzenorgans positiv- und die Basis negativ-elektrisch; seine Messungen sind an Hypokotylen von *Helianthus annuus* ausgeführt und zwar in der Absicht einen eventuellen Zusammenhang zwischen Wachstum, das durch Wuchsstoff reguliert wird, und elektrischem Potential aufzufinden. Teile mit grösster Wachstumsintensität fand RAMSHORN positiv gegen Teile mit geringerer Wachstumsintensität.

Also auch hier bei den oberirdischen Teilen sich widersprechende Resultate; die Widersprüche sind vielleicht eher den gefolgten Messmethoden, als den verschiedenen Versuchsobjekten zuzuschreiben.

Auch im Innern der Pflanze hat man versucht Potentialgefälle fest zu stellen, so z.B. zwischen Holz- und Siebteil. LUND (1929/'31) fand das Holz positiv gegen den Siebteil; dasselbe gibt auch KELLER (1932) an, der eine Vitalfärbungsmethode anwandte. Letzterer versucht diese Tatsache in Zusammenhang zu bringen mit der Transportrichtung in diesen beiden Geweben. Nach MARINESCO (1931) soll der Saftstrom eine elektromotorische Kraft verursachen. Durch Kontaktelektrizität würden die Holzgefässe positiv, weil der aufsteigende Strom negative Ladungen transportiere. Bei grösserer Verdunstung konnte er ein höheres Potential messen, was er dem verstärkten Transpirations-

strom zuschreibt. LUND (1931) gibt an, dass im ganzen Holzkörper der obere Teil gegen den unteren positiv ist.

Die Resultate von LUND und MARINESCO widersprechen sich auch wieder; letzterer meinte aber seine Annahme weiter bestätigen zu können, dadurch, dass er durch Anbringen eines elektrostatischen Feldes die Saftsteigung beschleunigen oder hemmen konnte, je nachdem er die obere Elektrode positiv oder negativ wählte. Zur Erklärung dieser Befunde nimmt er, wie gesagt, an, dass in den Holzgefäßen negative Ladungen gehoben werden. Diese Annahme könnte auch den Befund von SHEARD and JOHNSON (1930) erklären, nach welchem die Basis eines Blattes gegen die Spitze positiv sei. Irgend ein triftiger Beweis, dass die Transpirationslösung negativ geladen ist, habe ich aber nicht gefunden. MARINESCO nimmt in dieser Lösung ein Vorherrschen negativer Ionen an, was aber nicht weiter experimentell begründet ist. Auch ist nicht einzusehen, wie ein solches Vorherrschen zu erklären wäre; überhaupt ist mir die ganze Vorstellung nicht ganz klar geworden. Über die Siebgefäße welche nach LUND negativ geladen sind, äussert sich MARINESCO nicht. Alle diese Angaben mit einander in Übereinstimmung zu bringen, wird kaum möglich sein.

Man kann also nicht sagen, dass aus oben zitierten Untersuchungen ein klares eindeutiges Bild von der Potentialverteilung in der intakten Pflanze hervortritt. Siehe die Zusammenstellung S. 20, wo die von den verschiedenen Untersuchern verzeichnete Potentialverteilung in der Pflanze übersichtlich zusammengestellt ist.

### *Organe in geotropischer Reizlage.*

Weit bessere Übereinstimmung zeigen die Ergebnisse, gewonnen an Organen in geotropischer Reizlage und aus diesen ist denn auch der Gedanke an einen Zusammenhang zwischen Wuchsstoff und elektrischem Potential hervorgegangen.

Schon 1920 hat SMALL zur Erklärung geotropischer Phänomene die Elektrizität mit herangezogen. Das verschiedene Verhalten von Stengel und Wurzel in geotropischer Reizlage, versuchte er zu erklären durch die Annahme einer Ladungsdifferenz der Proteinteilchen beider Organe. In der horizontal gelegten Wurzel dachte er sich die Oberseite positiv, im Stengel negativ gegen die Unterseite; experimentelle Daten brachte er aber nicht. Um dieselbe Zeit fand BOSE (1920/21) die Unterseite eines Stengels positiv, die Oberseite negativ; gerade wie SMALL sich die Verteilung gedacht hatte. Die Angabe BOSE's wurde 1927 namentlich von BRAUNER bestätigt und erweitert in seinen Abhandlungen über das sogenannte „geoelektrische Phänomen“, welches seither die Grundlage bildet von vielen Betrachtungen über das Ver-

HERMANN 1871

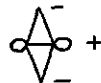


MUNK 1876

KUNKEL 1878



MÜLLER-HETTLINGEN 1883



LUND AND KENYON 1927



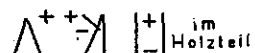
MARSH 1928



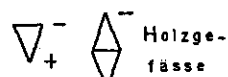
UMRATH 1928



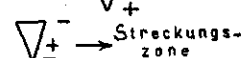
LUND 1929/31



MARINESCO 1931



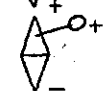
KELLER 1932



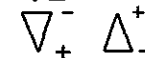
WENT 1932



BEUTNER 1933



RAMSHORN 1934



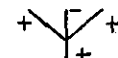
AMLONG UND BÜNNING 1934



CLARK 1935



REHM 1936



△ OBERIRDISCH

▽ UNTERIRDISCH

hältnis zwischen Wuchsstoff und Potentialdifferenzen und demnach eine nähere Besprechung verdient.

BRAUNER (1927) fand an horizontal gelegten Haferkoleoptilen, Stengeln und Wurzeln die untere Flanke positiv, die obere aber negativ; diese Potentialdifferenz ist keine Folge organischer Vorgänge im Pflanzeninnern, sondern rein physikalischer Natur, indem sie auch an elektrolytdurchtränktem Fliesspapier und an toten Samenschalen auftritt (BRAUNER, 1928; 1930). Die Erklärung des Effektes ist gewiss nicht einfach; BRAUNER (1927, S. 398) denkt sich, dass die Schwerkraft die Diffusion von Anionen nach unten erschwere, die der Kationen aber nicht; dieses müsste ein relatives Überwiegen der Anionen an der oberen Flanke zur Folge haben. Wie dem sei: der Effekt ist öfters von anderer Seite (DOLK, 1930; CHOLODNY, 1931; AMLONG, 1934; nicht aber DU BUY, 1933) bestätigt worden und auch meine eigene Versuche ergaben (S. 34) das nämliche Phänomen (an senkrecht gestellten Stecklingen).

Dieser Effekt wurde nun von verschiedenen Forschern im Zusammenhang gebracht mit der Wuchsstoffverteilung innerhalb der Organe in geotropischer Reizlage; es zeigt sich bekanntlich deren untere Flanke (CHOLODNY, DOLK, WENT) wuchsstoffreicher als die obere, was dann wieder an Stengeln und Koleoptilen durch Wachstumsbeschleunigung die Emporkrümmung, an Wurzeln aber durch Wachstums hemmung die Herabkrümmung veranlasst. Es liegt auf der Hand dieses quasi Heruntersinken des Wuchsstoffes mit der Potentialdifferenz zu verknüpfen, was verschiedentlich denkbar ist.

Sie könnten erstens beide irgendwie von der Schwerkraft verursacht sein, ohne weiter mit einander etwas zu tun zu haben; es könnte zweitens die Schwerkraft die Potentialdifferenz hervorrufen, diese aber die Wuchsstoffablenkung verursachen und drittens könnte umgekehrt die Schwerkraft die Wuchsstoffablenkung und diese das Potentialgefälle bewirken. Alle drei Möglichkeiten sind im Schrifttum verfochten worden. Die Erwägung einer vierten Möglichkeit, nach welcher das Potentialgefälle nicht der Schwerkraft, sondern dem elektrischen Feld der Erde zuzuschreiben wäre ist durch Zentrifugerversuchen ausgeschaltet worden (BRAUNER 1927).

Die Verkettung der ersten Art (Wuchsstoffablenkung und Potentialgefälle beide von der Schwerkraft verursacht, ohne dass sie weiter mit einander etwas zu tun hätten) drängt sich im Schrifttum wenig voran; es wäre denkbar, dass beide Erscheinungen Äusserungen sind unbekannter schwerkraftbedingter Plasmareaktionen, welche sich unserer Vorstellung vorläufig entziehen.

Die dritte Verkettungsweise (die Schwerkraft verschiebt den Wuchsstoff und diese Verschiebung verursacht das Potentialgefälle) spielt auch keine grosse Rolle, obgleich sie in mehreren Modifikationen vor-

kommt. Ich werde sie nicht behandeln und von der Verkettung der zweiten Art nur die WENT'sche Polaritätstheorie näher betrachten.

Die Verkettung der zweiten Art: Schwerkraft  $\rightarrow$  Potentialdifferenz  $\rightarrow$  Wuchsstoffverschiebung ist von mehreren Seiten verfochten worden zur Erklärung der geotropischen Reaktionen; am nachdrücklichsten von WENT in seiner botanischen Polaritätstheorie. Nach ihm wäre die Ablenkung des Wuchsstoffstromes an Organen in geotropischer Reizlage einfach dem geoelektrischen Effekt BRAUNER's zuzuschreiben; dieser findet die untere Flanke positiv gegen die obere und das positive Potential befördere den Wuchsstoff nach der unteren Flanke hin, gleichsam durch Kataphorese. Diese Kataphorese hat er dann auch angewandt auf den polaren Längstransport, welchen er den oft angegebenen inneren Potentialdifferenzen in der Pflanze zuschreibt. Weil diese „botanische Polaritätstheorie“ einen ziemlich grossen Einfluss geübt hat und noch immer umstritten wird, ist es angebracht, die Grundlagen dieser botanischen Polaritätstheorie etwas ausführlicher zu besprechen. Weil sie für mich viel unverständliches enthält, will ich ihre Grundlagen möglichst genau stellenweise nach des Verfassers eigenen Worten auseinandersetzen und zwar etappenweise; meine Bemerkungen will ich aber jeder Etappe sofort anschliessen.

WENT knüpft an bei LUND's Erfahrungen an Obelien (1924); bei diesen Tieren ist es möglich, die Polarität gänzlich umzukehren durch das Anlegen einer Potentialdifferenz, welche der natürlichen entgegengesetzt ist. Dieser Umstand veranlasste LUND die Ursache des Wachstums selbst, sowie der natürlichen Differenzierungspolarität in den natürlichen Potentialdifferenzen zu suchen. Desgleichen auch WENT, mit dem Unterschied, dass er zwischen das Potential einerseits und das Wachstum mit seiner Polarität anderseits noch die „spezifischen Substanzen“ einschaltet (d.h. den Wuchsstoff und andere, welche hier nicht zur Sache tun). Die Polarität des Wachstums und der Organbildung führt WENT, wie üblich, auf eine Polarität im Wuchsstofftransport zurück, letztere aber auf die angeblich vorhandenen elektrischen Potentialdifferenzen.

„Ein Potentialgefälle in der Pflanze wäre imstande, einen gerichteten Transport von Säuren und Basen in der Pflanze hervorzurufen (Kataphorese) und eventuell deren Anreicherung entgegen das Konzentrationsgefälle zu bewirken“ (S. 529). Jenes erforderliche Potentialgefälle liest sich dann WENT aus der Literatur zusammen; für seine Zwecke brauchbar sind nur die Potentialmessungen welche sich nicht auf Erregungsvorgängen beziehen und welche mit Angaben über „Ruheströme“ publiziert sind; diese Potentialunterschiede, welche bei Sauerstoffentzug fast ganz verschwinden, bei Abtötung erlöschen und deren Höhe auch wechselt mit der Assimilation und der Transpiration



seien mit der Lebensfunktion verkettet. Aus dem Schrifttum zieht WENT den schematischen Schluss, *dass die basalen Teile der Pflanze positiv, die Blätter dagegen negativ sind*. Diese These bildet den einen Grundsatz der Wentschen Hypothese; im Rahmen der vielen entgegengesetzten Angaben (S. 20 dieser Arbeit) scheint sie ziemlich willkürlich herausgegriffen. Die Frage, wie dieses Potential entsteht, lässt WENT beiseite (S. 532). Als Folge dieses Potentialgefälles lässt er nun, „etwa kataphoretisch“ (und das wäre der zweite Grundsatz) die „Säuren“ (d.h. die Anionen und somit den Wuchsstoff) direkt durch die positiv geladenen Teile anziehen, die „Basen“ (d.h. die Kationen) durch die negativen; es muss also der Wuchsstoff in basaler Richtung wandern und bei horizontal gelegten Stengeln und Wurzeln, nach dem geoelektrischen Effekt BRAUNER's nach unten, wie oben angegeben.

Die Potentialdifferenzen, von welchen WENT ausgeht, sind durch Ableitung nach aussen gemessen worden; der Satz, dass Säuren und Basen durch sie kataphoretisch transportiert werden können, ist nach WENT einer experimentellen Prüfung zugänglich und von ihm einer solchen unterzogen worden; als Versuchsobjekte dienten etioliierte Hypokotylen von *Impatiens Balsamina*, welche völlig mit Wasser gesättigt waren. Es zeigte sich:

1. dass die sauren Farbstoffe immer eine sehr geringe Färbung ergaben, d.h. sie drangen sehr wenig ein, etwas leichter im Dunkeln und bei 27°. Auf diese Tatsache greift der Autor nicht zurück, obgleich der Wuchsstoff eben eine Säure ist;
2. dass saure Farbstoffe an der apikalen Schnittfläche weiter vordrangen, basische aber an der basalen, d.h. es wanderten die Säuren basipetal, die Basen basifugal. Das stimmt nach WENT also auffallend (S. 537/538) mit der Hypothese, indem ja nach dem Grundsatz die Basis der Pflanzenteile gegen die Spitze positiv sei.

Schon hier ist mir die Deutung der Versuche nicht ganz klar. Die Hypokotyle wurden in die Farbstofflösungen völlig und schnell untergetaucht und waren also von Brunnenwasser umgeben, welchem zudem noch ein Elektrolyt zugesetzt war. Letzteres muss also auf die Potentialdifferenzen wirken als ein Kurzschluss, falls man das Hypokotyl mit einem galvanischen Element vergleichen darf, wie wir einen Augenblick annehmen wollen. Das Potentialgefälle sinkt sodann sofort auf einen sehr geringen Wert, welcher von dem Widerstand in Wasser und im Hypokotyl abhängt, dazu von dem Vermögen der elektromotorischen Kräfte im Hypokotyl, welches allem Anschein nach gering ist. Wird unter diesen Umständen das Potentialgefälle, welches schon unter normalen Bedingungen nur unter allen Kautelen messbar ist, noch viel leisten können?

Im unpolarisierbaren Element leistet es gewiss unter solchen Umständen sehr viel, denn es erschöpft sich das Element beim Kurz-

schluss nur allzubald. Es geht aber innerhalb des Elementes, wie auch bei jeder normalen Stromentnahme, der Ionenstrom gerade umgekehrt als WENT sich denkt, indem innerhalb des Elementes die positiven Ionen zum Pole wandern, welcher *nach aussen* positiv erscheint. Nur im elektrolytischen Bade, dessen Elektroden von aussen Elektrizität zugeführt erhalten, wandern die Ionen nach dem WENT'schen Schema. Später haben KOCH (1934), sowie KÖGL, HAAGEN SMIT und VAN HULSEN (1936) durch elektrische Ströme einen künstlichen Wuchsstofftransport im Agar tatsächlich hervorrufen können; es bewegte sich der Wuchsstoff nach dem positiven Pol hin, wie jedes Anion bei der Elektrolyse mittels zugeführter Elektrizität. Im Innern des Elementes dagegen ist eben das Aufladen der Atome zu Ionen und umgekehrt, sowie der Ionentransport die Ursache des dauernden Potentialgefälles und *dieser* Transport läuft dem von WENT in der Pflanze angenommenen gerade entgegen. Indem WENT sich aber weder um den Sitz noch um das Entstehen des vorhandenen Potentialsprunges kümmert (S. 532), kann ich in seiner Vorstellung gar keine Erklärung der Wuchsstoffverschiebung durch das Potentialgefälle sehen. In der lebenden Koleoptile wurde eine Verschiebung des Wuchsstoffes durch den Strom von KÖGL, HAAGEN SMIT und VAN HULSEN nicht gefunden.

Es folgt bei WENT eine zweite Versuchsreihe, welche den Zweck hat darzutun, dass das Ergebnis obiger Farbstoffversuche nicht eine Folge des reinen geoelektrischen Effekt BRAUNER's, sondern die Äusserung einer inneren Polarität sei: Es haben nämlich in den ersten Versuchen alle Hypokotyle in normaler Lage gestanden, was nach BRAUNER schon rein physikalisch den Effekt haben müsste, dass die Bases positiv, die „Spitzen“ aber negativ waren und es könnte schon dieser Effekt zur Erklärung des Färbungsverhaltens ausreichen ohne Mithilfe eines etwa vorhandenen inneren gleichsinnigen Polaritäts-Potentials. „Deshalb und auch um den Einfluss der Schwerkraft auf diese Art von Polarität zu untersuchen“ (S. 538) hat WENT weitere Hypokotyle normal senkrecht und invers senkrecht in die Flaschen mit Farbstofflösung untergetaucht; auch legte er einige Hypokotyle horizontal in Luft und bot ihren beiden Schnittflächen die Lösungen dar. Die „normalen“ verhielten sich wie vorher, die „inversen“ aber wurden an beiden Enden ungefähr gleich stark und gleich weit gefärbt, mit basischen wie mit sauren Farbstoffen. An den horizontalen Hypokotylen dagegen drang das basische Prune pure an der basalen Schnittfläche weiter ein als an der apikalen, das saure Methylorange verhielt sich umgekehrt. Wurde basal Prune pure, zugleich aber apikal Methylorange geboten, so war die Färbung beiderseits sehr deutlich, bei umgekehrter Darreichung dagegen ziemlich schwach. Die Unterschiede waren geringer als am normal senkrecht gestellten Hypokotyl.

Dieses Ergebnis wird nun von WENT wie folgt ausgelegt: In den horizontalen Hypokotylen wirkt nach WENT nur die Eigenpolarität ( $p$ ) auf die polare longitudinale Farbstoffwanderung; hier verhalten sich die Farbstoffe genau so, wie es die Theorie verlangt. In den senkrechten aber kommt die Schwerkraftwirkung ( $g$ ), d.h. der geo-elektrische Effekt hinzu. Aus der Tatsache, dass bei den inversen die Farblösungen oben und unten gleich schnell eindringen, schliesst er, dass  $p-g = 0$ , also  $p = g$  ist; bei den normal senkrechten macht das  $p + g = 2p$ . „Der Einfluss ist also doppelt so stark wie bei den horizontalen *Schwerkraft*- und *Polaritätswirkungen*; diese lassen sich demnach einfach addieren und substrahieren". (S. 539).

Wenn aber das Eindringen der Farbstoffe sich wirklich so genau der Theorie anschliesst als WENT meinte, hätte sich der geo-elektrische Effekt an den Schnittflächen der horizontalen Hypokotyle auch äussern müssen und zwar durch schiefes Eindringen der Farben. Das positive Potential der „Eigenpolarität" am basalen Ende, hätte nämlich vom geoelektrischen Effekt an der unteren Flanke verstärkt werden müssen, an der oberen aber geschwächt. Übrigens sehe ich nicht ein, wie die Schwerkraft (oben von mir kursiviert) in den horizontalen Hypokotylen auf den Längstransport wirken könnte. Und drittens: wenn am inversen Hypokotyl die basischen und die sauren Farbstoffe gleich weit eindringen, verstehe ich nicht, wie das stimmen könnte mit der Annahme  $p = g$ . Falls  $p = g$ , müsste nach der Hypothese der Kataphorese überhaupt kein Eindringen stattfinden. Auch lässt sich dieses Verhalten der Farbstoffe nicht auf den Wuchsstofftransport übertragen: an inversen Stengelteilen müsste ein solcher Transport fehlen; es bewegt sich aber der Wuchsstoff in denselben gerade so gut und schnell nach oben (d.h. basipetal), wie an normal senkrecht gestellten nach unten. (S. 9 dieser Abh.) Dementsprechend lässt WENT in seinen weiteren Ausführungen das Polaritäts-Potentialgefälle an inversen Teilen von der Schwere bloss geschwächt sein, nicht aufgehoben; hier nimmt er also  $p > g$ .

Zur weiteren Stütze der Theorie hat WENT nach dem Vorbilde LUND's versucht, die Polarität mittels elektrischer Ströme umzukehren, auch wieder an untergetauchten Hypokotylen. Es wurden die lebenden Teile durch  $4\frac{1}{2}$  Stunden der Wirkung eines Stromes unbekannter Stärke ausgesetzt; die angelegte Potentialdifferenz war 11 Volt, doch kommt nicht das ganze Gefälle auf die Hypokotyle;  $3\frac{1}{2}$  Volt hatte keinen Erfolg. Tatsächlich zeigten die normal- und die invers durchströmten Hypokotyle die entgegengesetzte Schnittflächenfärbung. Die Deutung des Versuches ist m.E. wiederum nicht so leicht, als WENT meinte; mit den LUND'schen Versuchen an *Obelia* lassen sich dieselben wohl kaum vergleichen, indem weit stärkere Ströme verwandt wurden, welche die Hypokotyle innerhalb 24 Stunden sicher töteten.

Es hat sich seit 1932 die Einsicht in die Faktoren, welche das Eindringen solcher Farblösungen in Gewebe beherrschen, vertieft; wie oben gezeigt wurde, waren aber die Grundlagen der WENT'schen botanischen Polaritätstheorie auch schon 1932 nicht unbedenklicher Natur, vor allem aber ihr Hauptgedanke: die Kataphorese innerhalb der Pflanze. Trotzdem findet die Theorie noch heute Anhänger.

Die Versuche, die Polarität umzukehren oder durch elektrische Ströme bzw. elektrostatische Felder den Wuchsstoffstrom abzulenken werden wir später behandeln.

Wir sahen, dass WENT c.s. die Wuchsstoffverschiebung einfach einer Kataphorese zuschreiben. Statt dessen wird von vielen Seiten ein indirekter Zusammenhang zwischen Potentialgefälle und Wuchsstofftransport angenommen, indem das Gefälle auf den Protoplast einwirke, dieser aber dadurch den Wuchsstofftransport lenken sollte (VAN DER WEY (1932), DIJKMAN (1934) und anderen). Ich bin der Meinung, dass sich sogar dieses nicht mit Sicherheit aussagen lässt, weil das vorhandene Potentialgefälle und der Wuchsstofftransport nicht immer parallel gehen, so in meinen Versuchen an inversen *Coleus*-Stecklingen. Ich will deshalb der Sache hier nicht weiter nachgehen und die Besprechung der drei Punkte, welche BRAUNER (1935) als Zeugen für einen direkten Einfluss anführte bis an den Schluss dieser Abhandlung aufschieben. Es folgen hier zuerst eigene Potentialmessungen.

#### *Die Messapparatur.*

Zur Feststellung eines in der Pflanze, oder in einem Pflanzenorgan, oder gar in einer Zelle herrschenden Potentialgefälles oder einer elektrischen Ladungsverteilung, stehen zwei grundverschiedene Methoden zur Verfügung, nämlich die Vitalfärbungsmethode und die Messung mittels elektrischer Messinstrumente.

Die Vitalfärbungsmethoden, ausgearbeitet durch die Prager Schule von KELLER u.a. (z.B. Koll. chem. Beih. 1929, Bd. 28, Ht. 7—10) zum Zeigen der elektrischen Ladungsverteilung, habe ich nicht benutzt, weil sie neben dem Heteroauxin der Versuche noch andere Stoffe in das Objekt hineinbringen und die gegenseitige Beeinflussung dieser Stoffe einen unbekannten Faktor darstellt. Ausserdem soll diese Methode nur nach langjähriger Übung zuverlässige Resultate ergeben.

Von den elektrischen Messinstrumenten sind zur Messung des bioelektrischen Potentials vor allem die elektrostatischen Instrumente geeignet, weil sie den Objekten nur ganz wenig Ladung entziehen und somit das zu messende Potential am wenigsten ändern. Es arbeiteten z.B. UMRATH (1928<sup>1</sup>), und RAMSHORN (1934) mit dem Quadrantelektrometer oder dessen Modifikationen. Die direkte Anwendung von Gal-

vanometern (z.B. Drawert, 1937) zu reinen *Potential*-messungen unterliegt dem Bedenken, dass dieselben die zu messende Potentialdifferenz immer herabsetzen und zwar in schwer kontrollierbarer Weise. Zudem verursachen sie immer einen elektrischen Strom in den Versuchsobjekten, welcher erstens in denselben physiologische Veränderungen hervorrufen könnte, zweitens aber die Elektroden zu polarisieren droht.

Man könnte nun daran denken die zu messende Spannung durch eine regelbare Hilfsspannung zu kompensieren und das Galvanometer nur als *Null-Instrument* dienen zu lassen. Tatsächlich würde dann nach gelungener Kompensierung das Objekt keinen Strom liefern. Beim *Aufsuchen* der Kompensierung jedoch würde dies nicht der Fall sein und die hierbei auftretenden Ströme, welche eben dem Galvanometer eine geringe Deflektion geben sollen, sind schon schädlich für das Objekt, wenn dies überhaupt im Stande ist sie zu liefern.

Es handelt sich also darum, ein Nullinstrument zu beschaffen, welches geringere Ströme (genauer gesagt geringere Elektrizitätsmengen) braucht um sichtbare Ausschläge zu geben. Ein solches gibt die Triodenlampe, welche nur wenig grössere Elektrizitätsmengen erfordert als elektrostatische Instrumente und ungemein leichter zu handhaben ist (für niedrige Spannungen!) als diese. Es sei mir gestattet an dieser Stelle Herrn Professor Dr. H. J. C. TENDELOO, Direktor des physikochemischen Laboratoriums unserer Hochschule, meinen grossen Dank auszusprechen für die freundliche Überlassung einer solcher Apparatur und für seine liebenswürdige Einführung in die Handhabung dersel-

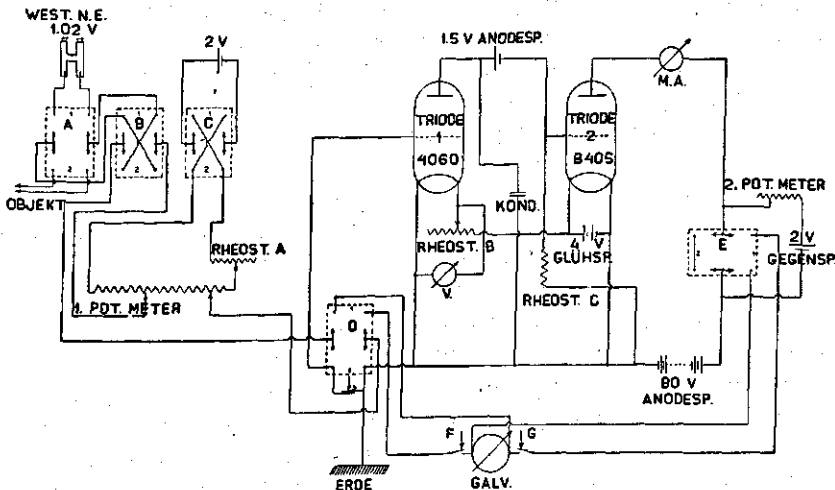


Fig. 1: Schaltschema der Apparatur zur Messung der Potentialdifferenzen.  
Erklärung im Text.

ben. Die Apparatur ist in der Dissertation von JANSSEN (1933) beschrieben. Einige Änderungen, von Professor TENDELOO angebracht, sind im Schaltschema aufgenommen (Fig. 1).

Weil das Objekt einen hohen „inneren Widerstand“ hat, muss auch die Triode einen solchen haben. Eine solche gibt nur schwache Ströme und erfordert also eine zweite Röhre zur Verstärkung derselben.

Wir behalten also bei unseren Messungen die obige Idee, die Objektspannung zu kompensieren, bei. Dies geschieht mit dem 1. Potentiometer in Fig. 1; an dem die Objektspannung direkt in Millivolts abgelesen werden kann, nachdem das Potentiometer mittels des Rheostates A und Weston-Elementes auf den richtigen Skalenwert eingestellt worden ist. Die rechte Hälfte der Figur stellt das „Nullinstrument“ dar und zwar wird das unten abgebildete Galvanometer stromlos, wenn an D die Spannung Null gelegt wird. Um die richtige Einstellung des Nullinstrumentes (vor Anfang der eigentlichen Messungen) zu erreichen, wird erst D kurzgeschlossen. Dann wird der als 2. Potentiometer bezeichnete Regelwiderstand so gestellt, dass das Galvanometer stromlos ist. In dieser Position fließt durch die Triode 1 (PHILIPS 4060) ein schwacher, durch Triode 2 (PHILIPS B405) ein starker Anodenstrom, welche jedoch durch die Hilfschaltung rechts in ihre Wirkung auf das Galvanometer kompensiert wird.

Jetzt wird die Objektspannung angelegt, verringert mit einer vorläufigen Gegenspannung des 1. Potentiometers. Die geringe übrigbleibende Spannung wird durch den Schalter D an das Gitter der Triode 1 gelegt und gibt da zu einer geringen Änderung des Anodenstroms Anlass. Diese ruft wieder eine Spannungsänderung des Gitters der Triode 2 hervor und die hierdurch ausgelöste Anodenstromänderung an der Triode 2 (welche also nur als Verstärker funktioniert) gibt dem Galvanometer einen Ausschlag. Mit dem 1. Potentiometer wird dieser Ausschlag auf Null gebracht und also der ursprüngliche Zustand wieder hergestellt; d.h. die angelegte Spannung ist in Summa Null oder Objektspannung = Spannung 1. Potentiometer.

Für eine richtige Wirkung, vor allem aber bei absoluten Messungen, ist es wichtig, dass der Apparat symmetrisch sei, d.h. bei Umlegen der beiden Schalter B und C muss der Galvanometer denselben Ausschlag zeigen. Dieses lässt sich jederzeit prüfen durch Umlegen der *beiden* Schalter B und C; das Umlegen eines dieser beiden Schalter erlaubt die Feststellung der Polung des Objektes.

In unserer Aufstellung wurde die Symmetrie im Apparat erzielt, wenn die Glühstromspannung der Kathode in der ersten Triode 0,58 V und der Anodenstrom in der zweiten Triode 12 mA betrug.

Ein derartiges, aber einfacheres Schema wurde schon 1927 von FÜRTH beschrieben für die Messung von Potentialen an mikroskopisch kleinen Objekten. Auch GICKLHORN und UMRATH (1928) benutzten

die Methode von FÜRTH. Die Triodenröhre mit Verstärkereinrichtung, in deren Anodenkreislauf ein Gegenstrom geführt wird, mit einem Ammeter als Nullinstrument, wurde von AMLONG (1934) in seinen Untersuchungen über den geoelektrischen Effekt gebraucht.

Auch YAMAGUTI (1932), DU BUY (1933), WARTENBERG, HEY und URBAN (1935) und UMRATH (1935) verwendeten Röhrenvoltmeter zu ihren bioelektrischen Untersuchungen.

#### *Die Elektroden.*

Die Wahl der Elektroden ist bekanntlich für die Messergebnisse von ausschlaggebender Bedeutung. Im Schrifttum fanden sich die folgenden vor:

1. fließendes oder stehendes Wasser (LUND und KENYON, 1927; LUND 1929/31);
2. Agar, oder Gelatingallerte (UMRATH 1935);
3. Eingestochener Platindraht (BOSE 1920/21), GICKLHORN und UMRATH, (1928), MARINESCO (1931), DRAWERT (1937);
4. Eingestochene Stricknadeln (BAINES (1918), dieselben vergoldet (UMRATH 1928);
5. Unpolarisierbare Elektroden verwickelter Struktur.
6. Eingestochener chlorierter Silberdraht (DU BUY, 1933).

Nach einigen Vorversuchen habe ich letztere gewählt in etwas modifizierter Form. Die Vorversuche wurden nach folgender Überlegung angestellt.

Falls tatsächlich Potentialdifferenzen an den Stecklingen vorhanden sind, und falls dieselben in irgend einer Weise mit Wuchsstoff oder mit der Schwere zusammenhängen, muss man messbare Unterschiede im Potentialgefälle allererst erwarten an Versuchsreihen, welche grosse Unterschiede in der zugeführten Wuchsstoffmenge, sowie in der Stellung des Objektes gegen das Erdfeld aufweisen. Es wurden also mit jedem zu prüfenden Elektrodenpaar Messungen angestellt an den folgenden vier Kombinationen (Tab. 4).

Als erstes zu prüfendes Elektrodenpaar diene einerseits ein mit Agar oder Gelatingallerte bekleidetes Platinplättchen, welches nahe an der oberen Schnittfläche gegen den Steckling gedrückt wurde, andererseits ein Platindraht welcher im Wasser tauchte, in dem der Steckling gestellt war; die gefundenen Potentialgefälle an zwei Versuchen mit je 4 solcher Versuchsreihen steht dahinter in der Tabelle (4). Jede Zahl ist das Mittel aus je 4 Stück.

TABELLE 4

	1. Versuch	2. Versuch
1. normal gestellt, mit Wuchsstoff	175 mV	120 mV
2. " " , ohne "	187 mV	114 mV
3. invers " , mit "	186 mV	103 mV
4. " " , ohne "	152 mV	114 mV

Irgend ein Unterschied tritt aus den Zahlen nicht hervor, obgleich doch sehr grosse, bzw. möglichst grosse Unterschiede vorlagen in der aufgetretenen Bewurzelung, in der Stellung des Objektes und in der Heteroauxinmenge.

An zweiter Stelle wurden Einstichelektroden versucht und zwar Platinspitzen, welche entweder nur oben am Steckling eingestochen wurden, während unten ein Platindraht im Wasser tauchte, in anderen Versuchsreihen aber auch unten am Steckling. Mit diesen Elektroden waren zuverlässige Messungen einfach ausgeschlossen. Es stellte sich nämlich kein konstantes Potential ein, auch nicht wenn zwischen dem Einstechen der Elektrode(n) und der Messung mehrere Minuten gewartet wurde. Trotzdem die vier obengenannten Versuchsreihen ein ungleiches Verhalten zeigten, werde ich die Ergebnisse hier deshalb nicht verzeichnen.

Als dritter Modus wurde ein Wassertropfen als obere Elektrode probiert und zwar so, dass nahe an der oberen Schnittfläche ein Kragen aus Wuchsstoffpaste angebracht war, auf welchem der Wassertropfen aufgetragen wurde; letzterer bedeckte demnach die wuchsstofffreie Schnittfläche und wurde mittels der Platinelektrode mit der Messtriode verbunden. Auch diese Anordnung leistete nichts brauchbares.

Auch wurde untersucht, ob vielleicht ein Nebenschluss längs der Stengeloberfläche das Erreichen eines konstanten Potentials verhinderte. Dazu wurde ein Paraffin- oder Vaselinkragen um den Steckling angelegt, der den möglichen Nebenschluss unterbinden sollte; ein Erfolg blieb aber aus.

Die gewonnenen Resultate wurden erst reproduzierbar, als ich eine Silber-Silberchlorid-Elektrode anwendete als Einstichelektrode, und als zweite Elektrode ein Platindraht (siehe auch DU BUY, 1933). Die Versuchsanordnung ist in der Figur 2 angegeben.

Die Anfertigung dieser umkehrbaren Elektrode ist ausführlich in der Dissertation van Cysouw (1934) beschrieben. Ein Platindraht wird versilbert und nachher als Anode benutzt in einer Salzsäurelösung, durch welche ein Strom geführt wird; der versilberte Platindraht bedeckt sich dann mit einer dünnen Schicht Silberchlorid.

#### *Diskussion der Elektrodenfrage.*

Eine Diskussion der physikalischen Elektrodenfrage möchte ich unterlassen; wie gesagt habe ich mich mit dem ersten besten Elektrodenpaar begnügt, das am selbigen Objekt reproduzierbare Werte ergab.

Das Ergebnis der Probemessungen mit der Gallertelektrode reimt sich nur schwer mit denjenigen Angaben in der Literatur, welche mittels dieser und ähnlicher Flüssigkeits-Elektroden erhalten worden



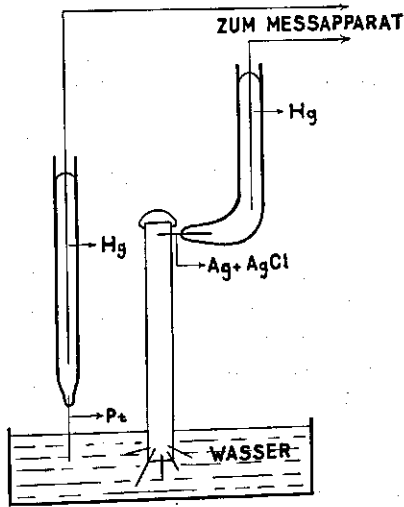


Fig. 2: Elektrodenanordnung während der Messung.

sind. Mir war es, wie gesagt, überhaupt nicht möglich mit denselben Resultate zu erzwingen, doch kann die Natur des Objektes hier bisweilen günstiger gewesen sein.

LUND (1929/31, S. 1) z.B. verwendete zu dem Zwecke Leitungswasser, welches in einer Schale um den Stamm einer *Pseudotsuga* angebracht war, oder (S. 259) Baumwollgarn, welches mit Leitungswasser benetzt war. LUND und KENYON (1927) beschreiben eine Art Flüssigkeitselektrode, wobei fließendes Wasser den Kontakt herstellt. Es fragt sich, was bei dieser Anordnung gemessen wird; die Versuchsbeschreibungen lassen ein genaues Urteil über die Methode nicht zu. Auch BOSE (1919, 1920/21) hat anfänglich unpolarisierbare Flüssigkeitselektroden angewandt; später ist er zum eingestochenen Platindraht übergegangen, weil, trotz peinlichster Sorgfalt, die Flüssigkeit schliesslich doch immer mit der ganzen Pflanze in Kontakt kam und dadurch das Potential sich änderte. — UMRATH erfuhr, dass eine geringe Verschiebung seiner Agarelektroden schon grosse Schwankungen in dem gemessenen Potential verursachte, wahrscheinlich durch Änderung der Kontaktfläche.

Ein Vorteil solcher „unpolarisierbarer“ Elektroden ist, dass sie keine Verwundung des Objektes herbeiführen; wie S. 16 angegeben, soll Verwundung einen elektrischen Effekt auslösen. Dieser soll aber bald wieder abklingen; zudem lässt sich durch den Gebrauch ganz dünner Drähte der Effekt bedeutend verkleinern (BOSE, 1920, 1921). Selber habe ich von einem elektrischen Wundeffekt nichts gemerkt; die Schnittflächen sind zur Zeit der Messungen schon ziemlich alt und die

Elektroden nur 0,5 mm dick. Unedle Metalle habe ich nicht versucht, weil zu erwarten war, dass ihre Oberfläche sich bald ändert und dass sie sich stärker lösen als Platin, was die Gefahr für die Bildung störender Potentialsprünge vermehren könnte.

Was mich aber befremdet ist, dass diejenigen Forscher, die sich des einfachen Platindrahtes als Einstichelektrode bedienten, irgendwelche Schwierigkeiten bei deren Gebrauch überhaupt nicht erwähnen; dieser Umstand veranlasste mich eben, die meinen etwas ausführlicher mitzuteilen. Es können bekanntlich die Grösse und sogar das Zeichen der gemessenen Potentialdifferenzen am selbigen Objekt beim Gebrauch verschiedener Elektroden verschieden ausfallen. Was die Ursache ist der Unbrauchbarkeit der Platindraht-Einstichelektrode für meinen Zweck habe ich nicht weiter untersucht; vielleicht stört irgend eine Polarisationserscheinung oder ein Redoxpotential am Stichkontakt im Gewebe, denn bei rein physikalischen Messungen z.B. pH-Bestimmungen tritt keine Störung auf.

Die ersten orientierenden Messungen wurden ausgeführt in einem Lokal des physiko-chemischen Laboratoriums, wo das Sonnenlicht frei eintritt. Sowohl bei meinen Messungen an pflanzlichen Objekten, als bei pH-Bestimmungen, zu welchen der Apparat eigentlich bestimmt war, musste dann und wann die Messung wegen auftretender Störungen unterbrochen werden; die Galvanometernadel war nicht mehr ruhig zu kriegen, obgleich die beiden Triodenröhren gegen Licht abgeschirmt sind, wie auch DEDJAR (1931) angegeben hat.

Nach Aufstellung der ganzen Apparatur in eine Dunkelkammer konstanter Temperatur im Kellergeschoss des hiesigen Laboratoriums für Botanik sind die Störungen nicht mehr aufgetreten. Während der Messungen brennte hier eine elektrische Birne.

Viel Schwierigkeiten brachte die im Anfang auftretende Asymmetrie im Apparat; sie verrät sich beim Umlegen der Schalter B und C durch einen Galvanometerausschlag.

Durch die nachfolgenden Massnahmen wurde die Asymmetrie aufgehoben:

1. Glühspannung der ersten Triodenröhre 0,58 V  
 Anodespannung der ersten Triodenröhre 1,5 V  
 Glühstrom der zweiten Triodenröhre 12 mA  
 Anodespannung der zweiten Triodenröhre 80 V.  
 Die Anode-Spannungen richten sich nach der Charakteristik der Triodenröhren.
2. Gewissenhafteste Isolierung des Apparates und der Leitungen (CLARK, 1935). Die einzelnen Teile wurden auf Paraffinblöckchen gestellt. Die Elektrodenhalter wurden aus paraffinierten Holz-

klammern hergestellt und alle Drahtverbindungen wurden durch die Luft geführt, was die beste Isolierung ergibt.

3. Eine trockene Umgebung (40—50%) ist für die Messungen unbedingt notwendig; manchmal musste der Messtisch unten noch etwas angewärmt werden.

Erst durch diese Vorkehrungen (und die Benutzung der Silberchlorid-Elektroden) wurden die Messungen in befriedigender Weise reproduzierbar.

Die Einstellung des Apparates geht nun folgenderweise vor sich: Schalter D in Stand 1, wodurch die Verstärkereinrichtung ausgeschaltet wird; Normalelement und linker 2 V Akkumulator ansetzen und die Schalter A, B und C in Stand 1 stellen. Das 1. Potentiometer wird nun eingestellt auf die Spannung des Normalelementes. Zeigt nun beim Schliessen des Druckschalters F das Galvanometer einen Ausschlag, dann wird mit dem Rheostat A dieser Ausschlag auf Null zurückgebracht. Durch Umlegen der beiden Schalter B und C darf nun keine Änderung im Galvanometer auftreten, wenn F geschlossen wird („Symmetrie“). Nun wird die 4 V Glühstromakkumulator eingesetzt und mittels Rheostat B die Glühspannung der 1. Triode gebracht auf 0,58 V, abzulesen am Voltmeter. Nun werden auch die anderen Akkumulatoren verbunden und der Anodenstrom der zweiten Triode auf 10—12 mA gebracht. Die hierzu erforderliche Anodenspannung für diese Triode ist 70—80 V. Schalter D wird nun gestellt in Stand 2, wodurch der Verstärkerteil angeschlossen wird, und Schalter E in Stand 1, wodurch der Gegenstrom angeschlossen ist. Stand 2 von Schalter E dient dazu um, wenn nicht gemessen wird und doch der Apparat fertig zum Gebrauch stehen bleibt, den Gegenstrom eingeschaltet zu halten, ohne dass ein Strom durch das Galvanometer fließen kann.

Beim Schliessen von Druckschalter G soll nun das Galvanometer keinen Ausschlag zeigen. Mit Hilfe des als 2. Potentiometer bezeichneten Regelwiderstandes wird nun ein eventueller Ausschlag auf Null zurückgebracht. Wird nun Schalter D in Stand 3 gebracht, dann ist der Verstärkerteil kurzgeschlossen und wird wiederum kontrolliert, dass das Galvanometer keinen Ausschlag zeigt. Schalter D wird nun in Stand 2 zurückgebracht und statt des Normal-Elementes wird nun durch Umlegen des Schalters A in Stand 2 das zu messende Objekt angeschlossen. Ist hierin ein Potentialsprung anwesend, so wird beim Schliessen von G die Nadel ausschlagen. Dieser Ausschlag wird nun kompensiert mit dem 1. Potentiometer. Ist das Objekt ungleich gepolt mit dem Apparat, so ist in diesem Stand nicht zu kompensieren; durch Umlegen von Schalter B oder C wird Kompensierung möglich sein. Hieraus geht die Notwendigkeit der „Symmetrie“ im Apparat hervor.

Während der Messungen ist es angebracht den Nullstand des Galvanometers zeitweise zu kontrollieren (Schalter D dazu in Stand 3). Vor Anfang der Messungen soll der Apparat 45–60 Minuten gebrauchsfähig dastehen um die Ströme konstant werden zu lassen.

Der Rheostat C hat einen sehr hohen Widerstand ( $\frac{1}{2}$  Million Ohm) und ist an einem Ende geerdet; dies bewirkt, dass die Änderung des noch immer schwachen Anodenstromes der 1. Röhre zu merklichen Potentialänderungen des Gitters der 2. Röhre führen. Der dicht daneben abgebildete Kondensator spielt keine sehr wesentliche Rolle.

Die Messungen der zu vergleichenden Reihen müssen am selbigen Tag gemacht werden, indem gleichbehandelte Serien an verschiedenen Tagen unter sich beträchtliche Abweichungen zeigen, welche viel grösser sind als die Schwankungen innerhalb einer Tagesserie. Dies dürfte mit dem Entwicklungsstadium der Stecklinge zusammenhängen; ein aus mehreren Serien bestehender Versuch wurde darum immer am selbigen Tag angesetzt.

Die einzelnen Serien bestanden meistens aus 10 Stecklingen; diese Anzahl ist notwendig, da trotz des einheitlichen Materials, immer noch Schwankungen auftreten.

Die Serien wurden zur Bewurzelung immer am Nordfenster belassen, weil sich aus einigen Vorversuchen ergeben hatte, dass die unter Einfluss des Heteroauxins auftretende Bewurzelung am Licht ausgiebiger war als im Dunkeln. Es versprach demnach die Bewurzelung im Licht deutlichere Unterschiede. In der älteren Literatur wird angegeben, dass die Bewurzelung von Stecklingen im Dunkeln besser sei als im Licht; unsere Stecklinge die keinen Wuchsstoff, sondern nur Wasserpaste bekommen hatten, zeigten dieses auch, obgleich der Unterschied nicht sehr bedeutend war; es bildeten sich nämlich an 62 normal gestellten Stecklingen im Licht 76 Wurzeln und im Dunkeln 95 Wurzeln. Die mit Heteroauxin (etwa 150  $\gamma$  je Steckling) versehenen Stecklinge (62 Stück) bildeten im Licht apikal 848 und basal 508 Wurzeln, im Dunkeln apikal 687 und basal 421, also weit weniger als im Licht. Dieses Ergebnis veranlasste mich bei den vorliegenden Versuchen die Stecklinge sich immer im Licht bewurzeln zu lassen.

#### *Die Messungen.*

Wie die Probemessungen mit verschiedenen Elektroden (S. 29), wurden auch die endgültigen Potentialmessungen jedesmal an den genannten Versuchsreihen, welche möglichst grosse Unterschiede in Stellung, Heteroauxingabe und Bewurzelung aufwiesen, angestellt. Ich gebe sie noch einmal kurz an:

1. normal, Heteroauxin oben. Wurzeln bei wenig Wuchsstoff nur an der Basis, bei etwa 20  $\gamma$  Wuchsstoff auch an der Spitze;

2. normal, mit Wasserpaste. Wurzeln null oder einige wenige an der Basis;
3. invers, Heteroauxin oben. Wurzeln immer nur an der (aufragenden) Basis;
4. invers, mit Wasserpaste. Wurzeln null oder wenige an der (aufragenden) Basis.

Das Ergebnis war folgendes:

*Bei allen durchgemessenen Versuchsreihen erwies sich das nach oben gekehrte Ende jedes Stecklings, dem unteren Ende gegenüber ausnahmslos negativ (Tab. 5), gleichviel ob die Stecklinge aufrecht oder invers standen, und ob sie viele oder wenige Wurzeln gebildet hatten. Der Wuchsstoffstrom aber ist bei den „inversen“ Stecklingen (S. 9) nach oben, bei den „normalen“ nach unten gerichtet; er zeigt also mit dem Potentialgefälle keinerlei Zusammenhang.*

Aus den 4 Protokollen, welche insgesamt 160 Stecklinge umfassen, greife ich einen Versuch heraus.

TABELLE 5

## POTENTIAL DES OBEREN GEGEN DAS UNTERE ENDE

Mit Heteroauxin		Ohne Heteroauxin	
normal	invers	normal	invers
- 40 mV	- 100 mV	- 112 mV	- 160 mV
- 40 mV	- 100 mV	- 120 mV	- 158 mV
- 65 mV	- 110 mV	- 128 mV	- 167 mV
- 82 mV	- 115 mV	- 112 mV	- 174 mV
- 82 mV	- 100 mV	- 149 mV	- 152 mV
- 85 mV	- 130 mV	- 124 mV	- 125 mV
- 85 mV	- 116 mV	- 140 mV	- 149 mV
- 85 mV	- 124 mV	- 129 mV	- 144 mV
- 135 mV	- 133 mV	- 134 mV	- 140 mV
- 115 mV	- 113 mV	- 152 mV	- 157 mV
Insgesamt -814 mV	-1141 mV	-1300 mV	-1526 mV

## ANZAHL WURZELN

Morphol. apikal	39	0	0	0
Morphol. basal	116	31	0	0

Jeder Steckling war ungefähr 5 cm lang und hatte  $\pm 20 \gamma$  Heteroauxin bekommen.

Die beste Vergleichsmöglichkeit bieten die Kontrollstecklinge, weil sie nur in ihrer Stellung verschieden, sonst aber gleich sind, während die beiden Heteroauxinreihen ausserdem verschieden bewurzelt sind. Deutlich kommt nun zum Ausdruck, dass bei den normal gestellten Stecklingen die Spitze negativ gegen die Basis ist, und dass bei den

invers stehenden die Basis sich gegen die Spitze negativ verhält.

Die Erscheinung, dass das obere Ende dieser Stecklinge immer negativ, das untere positiv ist, zeigt grosse Übereinstimmung mit dem geoelektrischen Phänomen, welches BRAUNER (1927) beschreibt. Wie S. 21 gesagt, fand BRAUNER die Unterseite von horizontal gelegten Pflanzenteilen immer positiv gegen die Oberseite. Wahrscheinlich ist also auch die von mir gemessene Potentialdifferenz nur rein physikalischer Natur ohne Zusammenhang mit der tieferen Organisation des Stecklings. Hierauf deutet auch folgendes hin.

Der Unterschied zwischen den beiden Serien normal und invers gestellt, beide ohne Wuchsstoffzufuhr, beträgt im Durchschnitt ungefähr 22 mV pro Steckling. Tab. 5 zeigt aber, dass diesem Werte keine quantitative Bedeutung beizumessen ist wegen der beträchtlichen Schwankungen innerhalb der einzelnen Serien; es kam sogar auch ein umgekehrtes Verhalten der beiden Reihen vor, Tab. 6.

TABELLE 6.

## POTENTIAL DES OBEREN GEGEN DAS UNTERE ENDE

Ohne Wuchsstoff				
	Gemessene Gesamtwerte von je 10 Stecklingen		Zum Vergleich umgerechnete Werte (normal = 1000)	
	normal	invers	normal	invers
Versuch I . . . .	- 1300 mV	- 1526 mV	- 1000 mV	- 1177 mV
„ II . . . .	- 1184 mV	- 1222 mV	- 1000 mV	- 1032 mV
„ III . . . .	- 2021 mV	- 1838 mV	- 1000 mV	- 909 mV
„ IV . . . .	- 1548 mV	- 1640 mV	- 1000 mV	- 1059 mV
„ V . . . .	- 1027 mV	- 1001 mV	- 1000 mV	- 975 mV

Zwei paar weitere, etwas modifizierte Versuchsreihen bestätigten obigen Befund. In diesen Reihen wurden kurz zuvor geschnittene, unbewurzelte Stecklinge ohne Wuchsstoffgabe zuerst in der einen Stellung gemessen, sodann umgewendet und sofort bzw. nach einer Stunde in der neuen Stellung wieder durchgemessen. Die Stecklinge wurden morgens geschnitten, mit einer wuchsstofffreien Lanolinkappe versehen und in Wasser gestellt, teils normal, teils in verkehrter Lage. Mittags wurde auf die angegebene Weise gemessen.

Die erhaltenen Zahlen des ersten Reihenpaares sind:

je 9 Stecklinge	normal	invers
erstmalige Messung . .	- 1184 mV	- 1222 mV
sofort nach Umdrehung .	- 610 mV	- 710 mV

Das zweite Paar ergab folgendes:

je 10 Stecklinge	normal	invers
erstmalige Messung . .	- 1548 mV	- 1640 mV
Messung sofort nach Um- drehung . . . . .	- 1027 mV	- 1001 mV
Messung 1 Stunde nach Umdrehung . . . . .	- 1272 mV	- 1221 mV

Die Messungen nach einer Stunde wurden an einer andern, zu gleicher Zeit angesetzten Reihe von 10 Stecklingen vorgenommen.

Obige Zahlen sagen aus, dass erstens kein merklicher Unterschied vorliegt zwischen normal und invers stehenden Stecklingen; zweitens, dass nach dem Umkehren die gewöhnliche Ladungsverteilung (oben negativ, unten positiv) sich sofort wieder einstellt und drittens, dass der Endwert dieses Potentialunterschiedes erst allmählich wieder erreicht wird.

An Stecklingen, welche keinen Wuchsstoff erhalten haben, liegt also kein Unterschied in der Richtung und dem Wert der Potentialverteilung vor.

Anders liegt die Sache, wenn die Stecklinge mit Heteroauxin behandelt sind.

Zwar ist (Tabelle 5) auch bei diesen Versuchsstecklingen das obere Ende immer negativ gegen das untere Ende; im Vergleich mit den Kontrollstecklingen fällt aber ein deutlicher Unterschied auf, welcher (Tabelle 7) immer in derselben Richtung liegt.

TABELLE 7.

Mit Heteroauxin		Ohne Heteroauxin	
normal	invers	normal	invers
- 814 mV	- 1150 mV	- 1300 mV	- 1530 mV
- 1060 mV	- 1361 mV	- 2021 mV	- 1838 mV
- 1086 mV	- 1337 mV	- 1548 mV	- 1640 mV

Bei Umrechnung auf 1000 mV für den normal gestellten Steckling ergibt sich:

- 626 mV	- 885 mV	- 1000 mV	- 1177 mV
- 524 mV	- 674 mV	- 1000 mV	- 909 mV
- 702 mV	- 863 mV	- 1000 mV	- 960 mV

In dieser Tabelle sind jedesmal für 10 Stecklinge die Gesamtzahlen eingetragen, gefunden in einigen Versuchen für die vier obengenannten Serien. Jeder Steckling erhielt, wenn überhaupt, etwa 20  $\gamma$  Wuchsstoff.

Wenn auch zwischen gleich behandelten Serien noch immer grosse Unterschiede vorliegen, so lässt sich doch aus diesen Werten mit hinreichender Sicherheit schliessen, dass die normal gestellten Stecklinge mit Heteroauxin in absolutem Wert immer die niedrigste Zahl aufweisen; dann folgen die invers stehenden Stecklinge mit Heteroauxin, während schliesslich der absolute Wert der Kontrollstecklinge immer der höchste ist.

Zur Zeit der Messungen waren die Stecklinge in der gewöhnlichen Weise bewurzelt; es besteht sogar ein auffälliger Parallelismus zwischen dieser Bewurzelung und den Potentialdifferenzen. Die Kontrollstecklinge, ob normal oder invers gestellt, hatten fast keine Wurzeln getrieben; sie wiesen dagegen die höchste Potentialdifferenz auf; die „normal-mit Heteroauxin“-Stecklinge wurzelten an beiden Enden stark und zeigten das geringste Potentialgefälle; die inversen Wuchsstoffstecklinge wurzelten nur oben (an der Basis), ihr Potentialgefälle zeigte auch einen Zwischenwert. Diese Erscheinung legte nun den Gedanken nahe, dass vielleicht der Unterschied im Potentialgefälle nicht mit der Wuchsstoffgabe oder der Stellung an sich, sondern eben mit der Wurzelbildung irgendwie zusammenhängt und zwar so, dass die Wurzelbildung das Potentialgefälle irgendwie herabsetzt. Dieser Gedanke hat sich in den späteren Versuchen bewährt; die Versuche wurden nach folgender Überlegung angestellt.

1. Gibt es vielleicht einen zahlenmässigen Parallelismus zwischen der Wurzelzahl und der Senkung der Potentialdifferenz?
2. Hat auch der Ort der Wurzelbildung (ob basal oder apikal oder beiderseits) Einfluss auf den Betrag der Senkung?
3. Die Wurzelbildung setzt ziemlich spät nach dem Anbringen des Wuchsstoffes ein; es fragt sich nun, ob die Herabsetzung des Potentialgefälles vor oder nach der Wurzelbildung erfolgt.

Der ersten und zweiten Frage bin ich aus Zeitmangel nicht weiter nachgegangen; ihre Beantwortung hätte viele weitläufige und ausserdem nicht allzuviel verheissende Versuche erfordert, wie S. 40 näher erläutert wird. Ich habe mich somit an erster Stelle der dritten Frage zugewandt, welche ich deshalb auch zuerst besprechen will.

Zur Beantwortung dieser ersten Frage: ob die Senkung des Potentialgefälles vor oder nach dem Einsetzen der Wurzelbildung eintritt, war zuerst festzustellen wann und wie die Wurzelbildung anfängt. Dazu wurden von 10 normal gestellten, mit je 20  $\gamma$  Wuchsstoff versehenen Stecklingen jeden Tag 2 Stück in Formalin-Alkohol fixiert und deren unteres Ende über 3 mm in Mikrotomschnitten zerlegt. Es ergab sich, dass erst am sechsten Tage die ersten Andeutungen einer beginnenden Wurzelentwicklung zu sehen waren. Am neunten bis zehnten Tage sind die neu auftretenden Wurzeln auch äusserlich mit blossen Auge zu sehen.



Sodann wurde an zwei Versuchsreihen und einer Kontrollreihe das Potentialgefälle gemessen, zuerst vor, dann aber nach der Wurzelbildung. Die Stecklinge standen normal, die eine Versuchsreihe erhielt etwa 100  $\gamma$ , die andere 20  $\gamma$  Wuchsstoff. Die Messungen vor der Bewurzelung wurden am dritten Tage vorgenommen; ihr Ergebnis zeigt die Tabelle 8. Damit man die Schwankungen beurteilen kann, sind die gefundenen Einzelwerte mit aufgenommen.

TABELLE 8.

## POTENTIALGEFÄLLE VOR DER WURZELBILDUNG

$\pm 100 \gamma$	$\pm 20 \gamma$	Kontrolle
- 152 mV	- 115 mV	- 146 mV
- 149 mV	- 159 mV	- 123 mV
- 139 mV	- 123 mV	- 112 mV
- 152 mV	- 135 mV	- 155 mV
- 164 mV	- 128 mV	- 148 mV
- 159 mV	- 127 mV	- 133 mV
- 146 mV	- 146 mV	- 158 mV
- 145 mV	- 140 mV	- 155 mV
- 153 mV	- 135 mV	- 136 mV
- 147 mV	- 136 mV	- 159 mV
umgerechnet . . -1506 mV	-1344 mV	-1425 mV
	- 943 mV	-1000 mV

Der Wert der Kontrolle liegt zwischen denjenigen der Versuchsreihen; in Anbetracht der Schwankungen kann aus diesen gefundenen Zahlen angenommen werden, dass kein Unterschied vorliegt in den gemessenen Potentialen der Stecklinge, wenn diese noch keinen Unterschied in der Wurzelbildung aufweisen.

Nach der Bewurzelung aber zeigten die Versuchsstecklinge den Kontrollen gegenüber die nach S. 37 zu erwartende Senkung des Potentialgefälles, indem die 10 Stecklinge mit je etwa 100  $\gamma$  Heteroauxin insgesamt - 1522 mV aufwiesen, diejenigen mit je etwa 20  $\gamma$  - 1823 mV, die Kontrollen aber - 2039 mV oder, umgerechnet auf Kontrolle = 1000:

mit $\pm 100 \gamma$ . . . . .	- 744 mV
mit $\pm 20 \gamma$ . . . . .	- 894 mV
Kontrolle . . . . .	-1000 mV

Es wurden noch einige Serien von normal gestellten Stecklingen nach erfolgter Wurzelbildung gemessen; das Ergebnis war dasselbe (Tabelle 9).

TABELLE 9.  
POTENTIALGEFÄLLE NACH DER WURZELBILDUNG

Heteroauxin		Kontrolle
$\pm 100 \gamma$	$\pm 20 \gamma$	
-2489 mV	-2990 mV	-3263 mV
	-1623 mV	-2134 mV
	-1799 mV	-2199 mV

oder diese Werte umgerechnet:

- 762 mV	- 917 mV	-1000 mV
	- 760 mV	-1000 mV
	- 809 mV	-1000 mV

Die Antwort auf die S. 38 gestellte Frage lautet also dahin, dass die Abnahme des Potentialgefälles in den Versuchsstecklingen den Kontrollen gegenüber erst auftritt bei oder nach der Wurzelbildung.

Eine experimentelle Beantwortung der ersten Frage: ob es einen Parallelismus gäbe zwischen der Stärke der Bewurzelung und dem Betrag der Senkung des Potentialgefälles ist wenig einfach. Auf dem ersten Gesicht weisen die Zahlen der Tab. 7 wohl darauf hin, indem die Senkung bei den inversen Stecklingen geringer ist als bei den normalen. Die inversen sind aber nicht nur weniger stark bewurzelt als die normalen, sondern auch nur an einem Ende (die zweite Frage) und es wird nicht leicht sein den etwaigen Einfluss beider Unterschiede zu trennen. Zur Orientierung in die Beantwortung der ersten Frage wurde eine Versuchsreihe mit  $0,02 \gamma$  je Steckling angesetzt; ich erhielt hier leider nur wenig mehr Wurzeln als an den Kontrollen; die gefundenen Potentialdifferenzen stimmten, wie zu erwarten war, gänzlich überein, Tabelle 10.

TABELLE 10.

Potential	$\pm 0,02 \gamma$ Heteroauxin		Potential	Kontrolle	
	Anzahl Wurzeln			Anzahl Wurzeln	
	an der Spitze	an der Basis		an der Spitze	an der Basis
- 300 mV	0	2	- 319 mV	0	0
- 303 mV	0	2	- 358 mV	0	0
- 340 mV	0	1	- 336 mV	0	1
- 358 mV	0	0	- 327 mV	0	2
- 340 mV	0	3	- 326 mV	0	0
- 342 mV	0	0	- 337 mV	0	2
- 357 mV	0	2	-2003 mV auf 10 Stecklinge umgerechnet	0	5
- 337 mV	0	0			
- 364 mV	0	0			
- 339 mV	0	3			
-3380 mV	0	13	-3340 mV	0	8
-1012 mV			-1000 mV		

Am selben Tag wurde auch eine Kontrollserie, die aus 10 Stecklingen bestand, gemessen; diese hatte 11 Wurzeln gebildet und zeigte ähnliche Potentialunterschiede, man vgl. Tabelle 11, rechts.

Ein Versuch zur Herstellung vergleichbarer Versuchsreihen mit verschiedenen Wurzelzahlen, z.B. durch Verabfolgung verschiedener Heteroauxindosen, an normal und auch an invers gestellten Stecklingen wird wahrscheinlich daran scheitern, dass die Wurzelzahl der Wuchsstoffdase nicht parallel geht, namentlich bei grösseren Dosen von welchen ein Teil inaktiviert wird. Auch wird der Umstand, dass vergleichbare Messungen nur erhalten werden, wenn sie am selbigen Tage ausgeführt werden, stören. Wie stark die Zahlen an Versuchsreihen gleichen Alters, welche jedoch an verschiedenen Tagen gemessen werden, auseinandergehen können, zeigt die Tabelle 11, in welcher links zwei mit Wasserpaste versehene Serien am selbigen Tage gemessen auch gleich hohe Potentialdifferenzen aufweisen, aber einen ganz verschiedenen Wert zeigen als zwei ähnliche Reihen (rechts in der Tabelle), die an einem anderen Tage gemessen wurden und die unter sich auch wieder einen gleich hohen Wert zeigen.

Diese Schwierigkeit ist schon längst bei der Reaktion von Avenakoleoptilen auf Wuchsstoff bekannt.

TABELLE 11.

Normal gestellt, mit Lanolin			
gemessen am 27-11-'36:		gemessen am 14-12-'36:	
- 200 mV . . . . .	- 205 mV	- 295 mV . . . . .	- 319 mV
- 219 mV . . . . .	- 218 mV	- 280 mV . . . . .	- 358 mV
- 196 mV . . . . .	- 203 mV	- 287 mV . . . . .	- 336 mV
- 219 mV . . . . .	- 221 mV	- 344 mV . . . . .	- 327 mV
- 220 mV . . . . .	- 225 mV	- 353 mV . . . . .	- 337 mV
- 200 mV . . . . .	- 235 mV	- 325 mV . . . . .	- 326 mV
- 222 mV . . . . .	- 224 mV	- 335 mV . . . . .	- 2003 mV
- 215 mV . . . . .	- 210 mV	- 354 mV . . . . .	auf 10 Stück
- 201 mV . . . . .	- 230 mV	- 350 mV . . . . .	umgerechnet
- 242 mV . . . . .	- 228 mV	- 340 mV . . . . .	
-2134 mV . . . . .	-2199 mV	-3263 mV . . . . .	-3340 mV

## 3. ABSCHNITT

BEEINFLUSSUNG DES WUCHSSTOFFTRANSPORTES DURCH KÜNSTLICH  
ERZEUGTE ELEKTRISCHE FELDER

Wie S. 15 dargelegt wurde, hat die Hypothese des Wuchsstofftransportes durch Kataphorese Anlass gegeben zu einer Reihe von Versuchen, diesen Transport durch künstlich hergestellte elektrische Felder zu beeinflussen; die Wuchsstoffanionen müssten sich dann in der Richtung nach dem positiven Pol hin bewegen (WENT's botanische Polaritätstheorie 1932). Die Versuche beziehen sich vorwiegend auf den in Stengel oder Wurzel vorhandenen natürlichen Wuchsstoff; dazu sind einige wenige mit Wuchsstoff in Agar vorgenommen worden. Die Wuchsstoffwirkung zeigt sich in diesen Versuchen in der Beeinflussung des Streckungswachstums.

Es lassen sich zwei prinzipiell verschiedene Versuchsanordnungen unterscheiden und zwar:

1. Die Elektroden werden an das Objekt selbst angelegt; es geht ein Strom durch das Objekt.
2. Das Objekt befindet sich im elektrostatischen Felde; es fließt durch das Objekt kein Strom im gewöhnlichen Sinne.

## 1. Literatur.

Die im Schrifttum vorhandenen Daten werde ich nun einer kurzen Besprechung unterziehen.

KÖGL (1933), sowie KÖGL, HAAGEN SMIT und VAN HULSEN (1936) verbanden in ihren Versuchen das wuchsstoffhaltige Agarblöckchen, das auf einer Avena-Koleoptile stand, mit dem negativen Pol, den Pflanzentrog mit dem entsprechenden positiven Pol; hierdurch wurde der Transport des Wuchsstoffes beschleunigt. Bei Umpolung trat der umgekehrte Effekt ein. In der letzten dieser Publikationen wird mitgeteilt, dass die Beschleunigung des Transportes nur in dem Agarblöckchen und nicht in der Koleoptile stattfindet. Auch nach KOCH (1934) wird in Wuchsstoffagar der Wuchsstoff durch einen elektrischen Strom zur Anode verschoben. Im Agar ist also ein kataphoretischer Transport des Wuchsstoffanions möglich, obgleich auch andere Erklärungen denkbar sind, so ein Einfluss der Produkte der Elektrolyse an den Elektroden auf den Wuchsstoff.

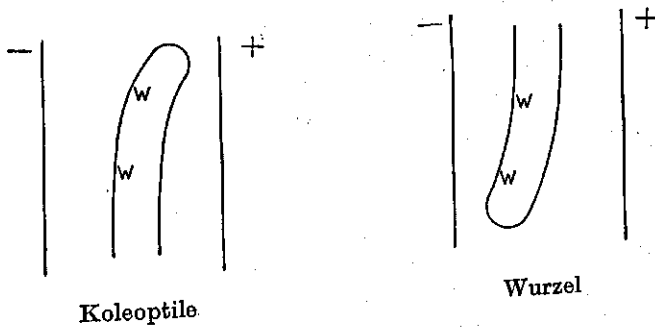
Über den Transport durch den elektrischen Strom im Gewebe liegt folgendes vor. POHL (1936) gelang es aus dem Endosperm von Avenakörnern den Wuchsstoff mittels eines schwachen elektrischen Stromes herauszuziehen. WULF fand (1935), dass Pollenkörner, welche keimten auf Agar, durch welchen ein schwacher Strom geführt wurde, ihre Schlauchspitzen der Anode zuwandten; dieses Ergebnis erklärt er aus

einer Anhäufung des (reichlich vorhandenen) Wuchsstoffes dem positiven Pol gegenüber. KOCH (1934) hat in Keimpflanzen von *Helianthus* und *Lupinus* eine Wuchsstoffablenkung nach der positiv induzierten Seite durch Einwirkung von elektrischen Strömen erzielt.

Die Ursache dieser Erscheinungen sucht man, wie gesagt, in einer direkten Beeinflussung des wirksamen Wuchsstoffanions durch den Pluspol.

Tatsächlich legen die Versuchsergebnisse diesen Gedanken nahe; ihre Deutung jedoch, namentlich derjenigen, welche im statischen Feld erhalten sind, ist aber sehr schwierig, wie aus folgendem hervorgeht. Nach einigen Forschern krümmten sich *Avena*-Koleoptilen im elektrostatischen Felde nach der positiven Platte hin, *Vicia*-Wurzeln nach der negativen (BRAUNER und BÜNNING, 1930; AMLONG, 1934). Die Versuchsaufstellung und der erzielte Effekt in diesen Versuchen sind in Fig. 3 wiedergegeben.

Fig. 3



Koleoptile

Wurzel

Das positiv geotropische Organ wuchs also im elektrischen Feld nach dem Minuspol, das negativ geotropische Organ nach dem Pluspol.

HARTMANN (1932) konnte in ausgedehnten Versuchen die angegebenen Krümmungen an der Haferkoleoptile nicht reproduzieren; dagegen meldet KATUNSKY (1936), dass er sie erhalten hat; leider mit ganz wenig Material. KATUNSKY arbeitete auch mit einem statischen Kraftfeld dessen Kraftlinien der Organachse parallel verliefen und erhielt eine Wachstumsbeschleunigung wenn die obere Platte positiv, eine Hemmung wenn dieselbe negativ geladen war. Im Gegensatz zu KÖGL, HAAGEN SMIT und VAN HULSEN (1936) schreibt er dieselbe einer gesteigerten Wuchsstoffgeschwindigkeit innerhalb der Koleoptile zu. Auch stellte er *Avena*-Spitzen auf Agar im elektrischen Kraftfeld, wobei er gleichsinnige Erfolge verzeichnet.

Einstimmigkeit in den Versuchsergebnissen liegt also noch nicht vor; sollten z.B. die Angaben der Krümmungen an *Avena*-Koleoptilen nach der positiven Platte bei fortgesetzten Untersuchungen zurecht

bestehen, so mutet dieses Ergebnis nach den Voraussetzungen WENT's zuerst etwas fremd an. Die Anhäufung negativ geladener Wuchsstoffionen, welche ja bei der Koleoptile den Mehrwuchs an der konvexen Seite, an der Wurzel aber den Minderwuchs an der konkaven Seite veranlasst, ist in beiden Fällen gerade der positiven Platte ab-, der negativen zugewendet. Nach dem Verlauf der Kraftlinien im Felde ausserhalb der Organe hätte man vielmehr das umgekehrte Verhalten erwarten müssen. Zur Behebung des Widerspruchs wird aber folgende Überlegung vorgeschlagen. Die Pflanzenteile sind Leiter der Elektrizität; auf denselben wird das Kraftfeld also an der Seite welche der positiven Platte zugekehrt ist eine negative Ladung induzieren, an der anderen Seite eine positive. Diese induzierten Ladungen würden nun ihrerseits die gefundene Wuchsstoffverteilung auf kataphoretischem Wege verursachen. KATUNSKY formuliert zwar seine Erklärung nicht ganz eindeutig, doch lässt er kaum Zweifel übrig, dass auch er sich den Wuchsstoff durch die genannten „induzierten“ Ladungen transportiert denkt: „That is to say, growth promoting substance is conducted chiefly along that side of the plant organ which faces the negative pole of the electrostatic field (i.e. the one charged positively).“

Diese Vorstellung erweckt bei mir manches Bedenken. Falls die Vorstellung der Induktion richtig ist, kann ihr eine Verschiebung freier Elektronen zu Grunde liegen oder eine Ionenbewegung. Im ersten Falle muss, nach der Induktion, im Innern des *leitenden* Organs die Feldstärke = 0 sein und ich sehe nicht ein, wie diese überhaupt eine Verschiebung der Wuchsstoffanionen veranlassen könnte, um so weniger eine Verschiebung, welche der Wirkung des induzierenden Feldes entgegengesetzt ist. Im zweiten Falle, d.h., wenn die Induktion durch Ionenverlagerung zu Stande kommen sollte, gilt dasselbe. Es würden beim Ionenreichtum des lebenden Organs günstigstenfalls eben die Wuchsstoffionen sein, welche die induzierte Ladung tragen; nach erfolgter Induktion wäre auch hier im Innern die Feldstärke = 0 und eine weitere Verschiebung durch Kataphorese ausgeschlossen. Diese Betrachtung gilt aber bloss im unrealisierbaren Falle, dass die Objekte dauernd vollkommen isoliert wären; tatsächlich vollzieht sich aber ein ununterbrochener Elektrizitätsübergang von der einen Platte zur anderen durch den Raum hindurch, welcher Übergang von Gasionen, Staubteilchen u.a. vermittelt zu denken ist. Dieser Übergang muss Strom in der Richtung des äusseren Kraftfeldes welcher günstigstenfalls seinen Weg nimmt durch das Stengelinnere. Ein solcher Strom aber müsste die Wuchsstoffanionen, wenn schon, nach der positiven Platte hin bewegen, nicht, wie in BRAUNER und BÜNNING's (1930) Versuchen, nach der negativen. Sollte der „Strom“, was weniger wahrscheinlich ist, sich nur die (feuchte) Stengeloberfläche entlang bewegen,

so wäre sein Effekt auf die Elektrolyten des Stengelinnern nicht leicht anzugeben, jedenfalls aber gering.

Wie gesagt, die Deutung des Versuches, auch wenn die verzeichneten Krümmungen, Wuchsstoffbeschleunigungen und -verzögerungen Realität haben, ist nichts weniger als einfach; es lässt sich a priori sogar über die rein physikalischen Effekte welche das Kraftfeld am lebenden Organ hervorruft, kaum etwas sicheres aussagen. Weil jedoch über die Daten an sich keine Einstimmigkeit vorliegt, habe ich an Coleus-Stecklingen ähnliche Versuche im statischen Felde angestellt. Bei diesen Versuchen wird bekanntlich die Wurzelbildung als Wuchsstoffanzeiger verwandt; leider musste ich sie zu früh abbrechen. Das Feld wurde mit seinen Kraftlinien der Stengelachse parallel angelegt. Die Versuchsanordnung war folgende.

## 2. Versuchsanordnung (Fig. 4 und Abb. 1).

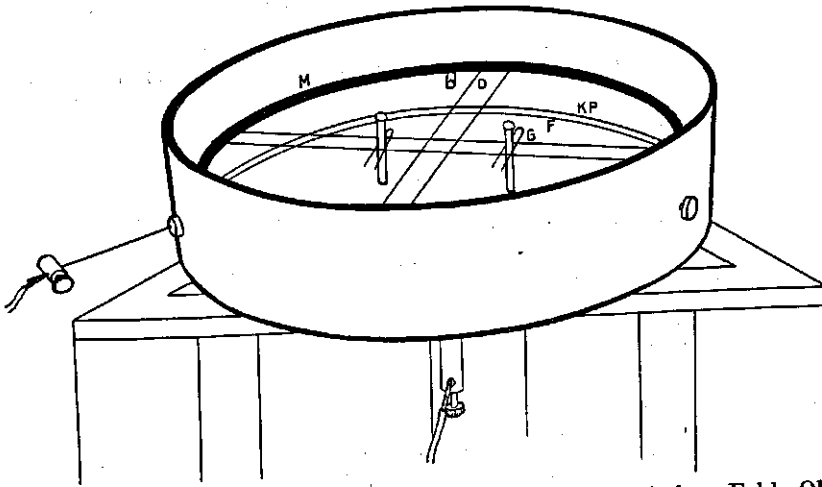


Fig. 4: Versuchsanordnung beim künstlichen elektrostatischen Feld. Obere Platte abgehoben. KP. = untere Kupferplatte auf welcher F = Filterpapier;

M = Messingring; D = Doppelkreuz aus Metalldraht;

G = Glasklammer mit Steckling.

Das elektrostatische Feld wurde geliefert von einer Trockenbatterie, welche aus 12 Anodenbatterien zu je 150 Volt zusammengestellt war. Als Polen des elektrischen Kraftfeldes dienten zwei kreisrunde Kupferplatten deren variabler Abstand zu 36 mm gewählt wurde, weil die Stecklinge 30 mm lang waren. Der Plattendurchmesser wurde zu 20 cm genommen, damit sich zwischen denselben ein hinreichend homogenes Kraftfeld ausbilden konnte. Beide Platten waren, zur Erzielung eines wasserdampfgesättigten Raumes, innerhalb einer Glasdose isoliert aufgestellt. Deckel und Boden der Dose waren passend durchbohrt

für die Zuleitungsdrähte; der Boden und die untere Platte zudem mit nassem Filtrierpapier belegt, wobei die Stecklinge und ihre Wurzeln völlig gesund blieben. Um die Bildung eines zusammenhängenden Wasserhäutchens an den stehenden Wänden der Dose zu verhindern, wurden diese Wände paraffiniert; am Paraffin bildet das kondensierende Wasser nur isolierte Tröpfchen, welche erstens keine Ableitungsmöglichkeit für die Elektrizität ergeben, zweitens aber auch die Homogenität des elektrischen Feldes weniger beeinträchtigen dürften. Die Stecklinge wurden mittels Glasklammern auf ein Doppelkreuz aus sehr dünnem Metalldraht aufgehängt; die Drähte sind in einem Messingring ausgespannt gehalten und der Ring entweder geerdet oder mit dem mittleren Pol der Trockenbatterie verbunden. Diese Drähte können das Feld nicht beeinträchtigen weil in der Mitte zwischen den beiden Polplatten das Potential gleich null ist. Die Stecklinge befanden sich mit Hinsicht auf die Homogenität des Feldes alle weit vom Plattenrand entfernt und auch nicht allzu nahe beisammen; sie trugen weiter an zwei Stellen einen Paraffinkragen. Vielleicht gelingt es so die Kraftlinien wenigstens über eine kurze Strecke in den Stengel hineinzuzwängen. Bei Weglassen der Kragen steht nämlich zu befürchten, dass die ununterbrochene leitende Oberflächenschicht in der Art eines „Faraday-Käfigs“ das Innere (d.h. das *ganze* Gewebe) gegen elektrostatische Kräfte vollkommen schützt. Die Kontrollstecklinge erhielten eine vollkommen gleiche Aufstellung, jedoch ohne Feld. Weil die Stecklinge keinen natürlichen Wuchsstoff enthalten, wurde diese künstlich zugeführt mittels Lanolinpaste; sie nähern sich demnach den oben angeführten Versuchen KÖGL's, HAAGEN SMIT's und VAN HULSEN's, die mit Wuchsstoffagar auf Haferkoleoptilen arbeiteten.

### 3. Versuche.

Die Überlegung, nach welcher die Versuche angestellt sind, war folgende. Falls der Wuchsstofftransport durch ein nach aussen messbares elektrisches Potentialgefälle zu Stande käme, wäre einerseits zu versuchen Heteroauxin in einem Kraftfeld geeigneter Richtung und Stärke bei normalen Stecklingen an der Spitze festzuhalten, entweder in der Lanolinkappe, oder im Steckling. Andererseits müsste es möglich sein den Wuchsstoff, der natürlichen Transportrichtung entgegen, von der Basis nach der Spitze zu befördern. Es wurden demnach erstens einige Versuchsserien mit normal senkrecht gestellten Stecklingen ausgeführt, wobei die obere Platte positiv, die untere negativ war, und zweitens einige Serien mit invers gestellten Stecklingen, wobei die obere Platte negativ, die untere positiv war. In beiden Fällen war der Wuchsstoff oben angebracht. Die ersteren, normalen Versuchsstecklinge müssten sodann eine geringere Wurzelbildung zeigen als die Kontrollen, oder gar, wenn der Wuchsstoff schon in der Lanolinkappe festge-



halten würde, überhaupt keine. Es wird hierbei von vornherein von der Annahme der Induzierung eines „sekundären Feldes“ und dessen angeblicher Wirkung abgesehen. Bei den invers gestellten Stecklingen, ebenfalls mit der Wuchsstoffkappe oben, d.h. an der Basis, wurde die obere Platte negativ gegen die untere aufgeladen; der Wuchsstoff müsste demnach gegen das untere = apikale Ende des Stecklings verschoben werden und die Versuchsstecklinge (auch) an dieser Stelle Wurzelbildung zeigen, während die Kontrollstecklinge nur am oberen = basalen Ende wurzeln.

Das Ergebnis war folgendes.

a. mit normal gestellten Stecklingen.

1. Serie: 10 Stecklinge bekamen etwa 0,1  $\gamma$  Heteroauxin je Steckling und wurden in ein elektrostatisches Feld (obere Platte positiv, untere negativ) dessen Feldstärke  $\frac{1200 \text{ V}}{3,6} \text{ cm}$  betrug, gestellt. Hierzu kamen 10 Kontrollstecklinge mit je etwa 0,1  $\gamma$  Heteroauxin und 10 weitere Kontrollstecklinge mit Wasserpaste. Die Bewurzelung nach 11 Tagen war folgende:

Im elektrischen Felde:											insgesamt
Spitze . . . . .	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0	0
Basis . . . . .	6,	4,	0,	2,	2,	0,	1,	2,	1,	0	18
Kontrolle mit Heteroauxin:											0
Spitze . . . . .	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0	36
Basis . . . . .	0,	5,	4,	1,	6,	1,	4,	4,	5,	6	
Kontrolle mit Wasserpaste:											0
Spitze . . . . .	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0	2
Basis . . . . .	0,	0,	1,	0,	1,	0,	0,	0,	0,	0	

Zur Prüfung, ob vielleicht die geringere Wurzelzahl nur einer Schädigung durch das stark elektrische Feld zuzuschreiben ist, wurden die Versuchsstecklinge, nachdem sie sich im Kraftfeld bewurzelt hatten, abermals auf ihre Bewurzelungsfähigkeit geprüft. Es wurden dazu die bewurzelten basalen Enden (2-3 mm) abgeschnitten und diese gekürzten Stecklinge in Wasser gestellt. An der Wuchsstoffkappe wurde nichts geändert. Nach 14 Tagen zeigten sie insgesamt apikal 2 und basal 49 Wurzeln, die aber klein waren, wie immer bei einer zweiten Bewurzelung desselben Stecklings. Die Stecklinge haben also im elektrischen Felde von ihrem Bewurzelungsvermögen nichts eingebüsst. Hieraus lässt sich schliessen, dass in diesen Stecklingen irgendwo im oder am apikalen Ende noch ziemlich viel Wuchsstoff vorhanden sein muss, welcher dort durch die Wirkung des elektrischen Feldes festgehalten wurde. Dass diese Wirkung besteht, geht ja auch schon aus der Anzahl der gebildeten Wurzeln hervor (Im Felde 18 gegen die Kontrolle 36).

In zwei weiteren Versuchen wurde dasselbe Ergebnis erreicht.

Die 2. Serie war eine Wiederholung der ersten, nur war hier die Feldstärke  $\frac{1800 \text{ V}}{3,6 \text{ cm}}$  und es wurden nur 5 Stecklinge je Serie gebraucht. Das Resultat der Bewurzelung war folgendes:

Im elektrostatischen Felde:			Kontrolle mit Heteroauxin:		
		insgesamt			insgesamt
Spitze	0, 0, 0, 0, 0	0	Spitze	0, 0, 0, 0, 0	0
Basis	0, 0, 2, 0, 0	2	Basis	2, 1, 1, 3, 8	15

Bei der Fortsetzung nach Abschneiden des basalen Endes bildete die Versuchsserie insgesamt 15 Wurzeln an der neuen Basis; es war also noch Wuchsstoff vorhanden, der nach Wegnahme des Feldes seine Wirkung nachträglich ausübte.

Die 3. Serie hatte dieselbe Feldstärke wie die 2., hat aber etwa 1  $\gamma$  Heteroauxin je Steckling bekommen. Die Wurzelbildung war folgende:

Im elektrischen Felde:											insgesamt
Spitze	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0
Basis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	30

Kontrolle mit Heteroauxin:											
Spitze	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	7
Basis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	33

In diesen Serien wurden bei der Fortsetzung nach Wegnahme des Feldes an den Versuchsstecklingen apikal insgesamt 2, basal 33 Wurzeln gebildet und in der Kontrollserie 14 bzw. 37 Wurzeln.

Aus den Zahlen dieser drei Versuche mit normal gestellten Stecklingen geht hervor, dass sich bei der Fortsetzung etwa gleich viel Wurzeln an den Versuchsstecklingen gebildet haben, als an den Kontrollstecklingen in den eigentlichen Versuchen. Die Zahl der entstandenen Wurzeln in den Versuchsserien ist jedoch immer geringer als in den Kontrollserien; zwar ist bei der letzten Serie der Unterschied sehr viel kleiner, doch dieses lässt sich ungezwungen der zehnfach grösseren Wuchsstoffgabe zuschreiben, welche ja schon an der Spitze der Kontrollstecklinge Wurzelbildung veranlasste. Die Bewurzelung an der Basis zeigt erstens, dass der Transport in der natürlichen Richtung im Felde noch immer stattfindet und zweitens auch, dass das elektrische Feld an sich kein Hindernis für die Bewurzelung darstellt, falls nur Wuchsstoff vorhanden ist. Wenn also am oberen Ende, wo die Paste angelegt ist, im Felde dennoch keine Wurzeln auftreten (3. Reihe), während die Kontrolle deren 7 zeigt, so darf man wohl annehmen, dass im Innern dieses Oberendes kein Wuchsstoff da ist, wohl aber in den Kontrollen. Es muss somit der Wuchsstoff teilweise in der Lanolinpaste festgehalten sein.

Im ganzen möchte ich das Ergebnis so deuten, dass die Heteroauxin-

menge, welche in den Steckling hineingerät, etwa in der kurzen Zeit zwischen dem Anbringen der Paste und dem Anlegen der Spannung, an seiner Wanderung zur Basis nicht von der Spannung gehindert wird; dass aber ein weiterer Nachschub aus der Lanolinkappe vom Felde stark erschwert wird. Dieses würde auch die starke basale Bewurzelung im Felde in der dritten Versuchsreihe erklären. Aus der stärkeren Paste kann in der gleichen Zeit weit mehr Wuchsstoff aufgenommen werden als aus der schwachen, jedoch reicht auch in diesem Falle der Nachschub im Felde nicht aus um an der Spitze Wurzelbildung auszulösen; letztere tritt ja immer nur auf bei grösseren Wuchsstoffgaben, welche gleichsam die Basis zuerst mit Wuchsstoff sättigen, dann aber auch an der Spitze Wurzeln hervorrufen. Dass aber der Übergang aus der Kappe in den Steckling vom Felde nicht völlig sistiert wird, möchte ich erschliessen aus dem Umstand, dass bei 0,1  $\gamma$  Wuchsstoff die Bewurzelung im stärkeren Felde auffallend schwächer ist als im schwachen Felde, doch würde zur Sicherung dieser Schlüsse eine grössere Versuchszahl erforderlich sein.

b. mit invers gestellten Stecklingen.

Feldstärke  $\frac{1800 \text{ V}}{3,6} \text{ cm}$ ; obere Platte negativ, untere positiv. Heteroauxin  $\pm 20 \gamma$  je Steckling.

Es wurden die folgenden Gesamtzahlen erhalten:

Anzahl Wurzeln im elektrostatischen Felde:			
	1. Serie 6 Steckl.	2. Serie 10 Steckl.	3. Serie 10 Steckl.
Ober = Basis . .	29	23	15
Unten = Spitze . .	0	0	0
Anzahl Wurzeln in den Kontrollserien mit Heteroauxin:			
	1. Serie 9	2. Serie 12	3. Serie 28
Ober = Basis . .	9	12	28
Unten = Spitze . .	0	0	0

Am unteren Ende tritt keine Wurzelbildung auf, was vollkommen mit früheren Resultaten übereinstimmt. Das elektrostatische Feld erscheint demnach nicht im Stande einen Wuchsstofftransport in der naturwidrigen Richtung zu erzwingen.

c. mit normal gestellten Stecklingen im gleichsinnigen Felde; obere Platte negativ, untere positiv.

Schliesslich wurde auch versucht, ob sich der Wuchsstofftransport durch das Feld beschleunigen liess. Es wurden dazu 10 normal gestellte Stecklinge mit je 0,3  $\gamma$  Heteroauxin am oberen Ende in ein Feld gesetzt, mit dem Minuspol oben, dem Pluspol unten. Es entstanden insgesamt apikal 0, basal 22 Wurzeln; an den Kontrollen 0, bzw. 37 Wurzeln. Falls sich hieraus etwas erschliessen lässt, so wäre das keine Beschleunigung, sondern vielmehr ein Zurückhalten des Wuchsstofftransports, und die-

ses wäre überaus interessant, s. unten Die Bewurzelung der Versuchsstecklinge trat weder früher noch später auf als an den Kontrollen. Falls man aber der geringeren Bewurzelung der Versuchsstecklinge keine reelle Bedeutung zuerkennen will, ist aus diesen Versuchen mit invers und normal gestellten Stecklingen zu schliessen, dass der Wuchsstofftransport im Steckling von einem elektrostatischen Felde von  $\frac{1800 \text{ V}}{3,6} / \text{cm}$  nicht beeinflusst wird. Ein geringer Einfluss auf dem Wuchsstoff in der Paste liesse sich aus den Zahlen herauslesen; dieser wäre dann in Einklang mit den im Anfang dieses Abschnittes schon erwähnten Ergebnissen von KÖGL, HAAGEN SMIT und VAN HULSEN (1936). Es sei aber daran erinnert (S. 44), dass irgend ein Einfluss eines streng elektrostatischen Feldes innerhalb der stromleitenden Stecklinge, falls gesichert, nur äusserst schwer mittels einfacher physikalischer Wirkungen zu erklären wäre, dass man aber bei der realen Versuchsanordnung mit der Annahme eines solchen Feldes auch nicht auskommt, weil immer die geladenen Teilchen in der Luft einen schwachen Strom durch das Objekt schicken müssen.

Der Ausfall des obigen dritten Versuches erheischt die ihm gebührende Beachtung, weil er, falls reell, sich den Krümmungen der Haferkoleoptilen nach der positiven Platte (BRAUNER und BÜNNING 1930) als gleich rätselhaft anschliessen würde. Die oben refutierte Erklärung mittels der „sekundär induzierten Ladung“ müsste nach wie vor als physikwidrig zurückgewiesen werden; mit einer Kataphorese durch einen von geladenen Teilchen durch die Luft getragenen Strom wäre die Erscheinung im Widerspruch. Leider zwangen mich auch hier äussere Umstände die Versuche zur näheren Prüfung der Erscheinung jäh abzubrechen.

Im Anschluss an den S. 42 erwähnten Versuchen, wobei schwache elektrische Ströme durch das Pflanzenobjekt geschickt wurden, und in der Absicht eigene Versuchsergebnisse abzurufen, habe ich auch einige Versuche mit normal gestellten Coleus-Stecklingen auf diese Weise gemacht; die elektrischen Kräfte wirken hierbei *im* Steckling. Leider kamen diese Versuche nicht über das Stadium der Orientierung hinaus, doch will ich sie hier anführen.

#### *Versuchsanordnung.*

Da mir keine eigenen Erfahrungen über die geeignetste Stromstärke vorlagen, habe ich diese in Übereinstimmung mit Angaben von POHL (1936) und REHM (1936) zu 0,1 micro-Ampere gewählt. Von einem 2V Akkumulator wurde mittels eines regulierbaren Widerstandes 100 mV abgenommen; diese Spannung konnte mit einem Voltmeter kontrolliert werden. Vor dem Steckling wurde 1 Megaohm Widerstand eingeschaltet; der Widerstand des Stecklings kann diesem hohen

Widerstand gegenüber vernachlässigt werden, sodass sich aus dem OHM-schen Gesetz 0,1 mA Stromstärke ergibt. Bei der Kontrollierung mittels eines empfindlichen Spiegelgalvanometers von ZERNIKE stimmte dies ziemlich gut, wobei sich als wichtige Anforderung ergab, dass der Kontakt zwischen Steckling und Elektrode (aus dünnem Platindraht hergestellt und im Steckling an den beiden Enden eingestochen) eine grosse Rolle spielt; ist der Kontakt mangelhaft, so erhöht sich der Widerstand erheblich, was sich sofort in einem geringeren Galvanometeraussschlag zeigt. Eine vollkommene Isolierung aller Teile der Versuchsanordnung ist wegen des schwachen elektrischen Stromes notwendig. Die Stecklinge, die zum Teil parallel, zum Teil in Serie geschaltet waren, welcher Unterschied sich jedoch nicht in der Wurzelzahl bemerkbar machte, waren wieder in einen feuchten Raum gestellt; bei den Kontrollstecklingen wurde an Spitze und Basis ebenfalls ein Stückchen Platindraht eingestochen. Gegen Eintrocknen wurde dauernd am basalen Ende aller Stecklinge ein Wassertropfen erhalten.

Die positive Elektrode wurde apikal, die negative basal angelegt, in der Überlegung, dass wenn der Strom den Wuchsstofftransport beeinflusse, er in dieser Anordnung diesem Transport in dem normal gestellten Steckling, mit apikaler Wuchsstoffzufuhr (etwa 1  $\gamma$  je Steckling) entgegen wirken müsse, was sich dann in der auftretenden Wurzelbildung zeigen könnte.

#### Versuche:

Zuvor wurde mit einer Serie von 20 nur mit Wasserpaste versehenen normal gestellten Stecklingen untersucht, ob der elektrische Strom an sich die Wurzelbildung auch beeinflusst. Die 10 unter Einfluss des Stromes stehenden Stecklinge zeigten insgesamt 37, die 10 Kontrollstecklinge insgesamt 41 Wurzeln an der Basis. Eine direkte Beeinflussung der Wurzelbildung durch den elektrischen Strom an sich besteht also allem Anschein nach nicht.

Das Resultat zweier weiterer Versuchsserien war folgendes:

Heteroauxin  $\pm 1 \gamma$  je Steckling, apikal.  
Positive Elektrode apikal, negative basal.  
Mit Stromdurchgang:                      Ohne Stromdurchgang:

Spitze	6 Wurzeln an 4 der 9 Stecklinge	0 Wurzeln an 10 Stecklingen
Basis	14    „	26    „
Spitze	7 Wurzeln an 2 der 10 Stecklinge	0 Wurzeln an 10 Stecklingen
Basis	67    „	55    „

Aus der Anzahl der basal auftretenden Wurzeln in Versuchs- und Kontrollserien lässt sich keine Schlussfolgerung hinsichtlich eines Stromeinflusses ziehen, denn die 1. Serie zeigt ein entgegengesetztes

Verhalten als die 2. Serie. Ganz auffällig ist aber die apikale Wurzelbildung, welche nur in den Versuchsserien und niemals in den Kontrollen auftrat; diese Wurzelbildung kann kaum etwas anderes sein als irgend eine Wirkung des elektrischen Stromes. Die einfachste Erklärung wäre so, dass der Strom tatsächlich ein gewisses Quantum Wuchsstoff am oberen Ende festgehalten hat, oder wenigstens aktiviert, weil bei den Kontrollen der eingedrungene Wuchsstoff sofort nach der Basis abfließt, ohne an der Spitze Wurzelbildung zu veranlassen. Dieses würde dann aber einen positiven Beweis gegen die WENT'sche Urhypothese vorstellen, denn es laufen, wie S. 22ff dargetan, die von WENT für den Transport in Anspruch genommenen „Ruhestrome“ in gerade umgekehrter Richtung durch die betreffenden Objekte. Es wird wohl schwer halten, die Wirkung des Stromes hier auf die Lanolinkappe beschränkt zu denken, weil letztere hier nicht von Strom durchflossen wird, vor allem aber weil aus einer solchen Beschränkung die Wurzelbildung an der Spitze nicht zu verstehen ist. Leider fehlte die Zeit, um der Erscheinung experimentell weiter nachzugehen; wenn sie sich bestätigen sollte, würde wieder ihre Deutung durch mancherlei Versuche zu prüfen sein. Dass die Wuchsstoffanionen an der (apikalen) Anode ihre Ladung abgeben können, ist sicher; nicht aber dass sie dies wirklich tun, indem soviel andere Anionen zugegen sein müssen. Eine genaue Bestimmung der Wuchsstoffverteilung in den verschiedenen Phasen des Versuches muss hierüber Aufschluss geben.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass das „statische“ elektrische Feld keinen gesicherten Einfluss auf die Wuchsstoffverteilung im Steckling gezeigt hat, dass aber das Ergebnis des Versuches mit Schwachstrom einen Einfluss solcher Ströme nahelegt, ohne sie jedoch gänzlich sicher zu stellen; hierzu wäre eine Bestätigung an erweitertem Material sowie bei verschiedenen Stromstärken und Stromrichtungen erforderlich. Sollte der Befund sich bestätigen — die Fortsetzung und Erweiterung dieser Versuche im hiesigen Laboratorium sind geplant — so würde er einen Beweis *gegen* die WENT'sche Auffassung in ihrer ursprünglichen Form ergeben.

#### 4. ABSCHNITT

##### WUNDSTOFFE UND WUCHSSTOFFE

Es ist im vorangehenden viel die Rede gewesen vom polaren Verhalten der Stecklinge dem Wuchsstoff gegenüber, es haben die Versuche aber etwas ähnliches gelehrt über eine Polarität im Transport der Wundstoffe.

Dass die Wundstoffe wie die Wuchsstoffe im Stande sind, Wurzelbildung auszulösen, haben wir früher (G H 1935) in folgender Weise

gefunden. 10 Stecklinge welche, ohne Wuchsstoffgabe nach

	7	9	11	13	16	25 Tagen
insgesamt	2	9	19	19	26	29 Wurzeln

gebildet hatten, wurden danach beiderseits mit einer neuen Schnittfläche versehen und bildeten nachher in

	11	14	15	18	19	21 Tagen
insgesamt	1	3	8	17	19	19 Wurzeln

In den neuen Versuchsreihen fiel mir nun erstens auf, dass sich Kontrollstecklinge, ob normal oder invers gestellt, immer nur an der Basis bewurzeln, trotzdem doch auch an der Spitze eine Wundfläche vorhanden ist und zwar eine gleich grosse. Zur Illustration führe ich hier zwei inverse Kontrollreihen an, welche eine aussergewöhnliche Wurzelzahl gebildet hatten (Abb. 2):

Ohne Heteroauxin; invers; Spitze in Wasser, Basis an der Luft:

												insgesamt
basal	.....	2,	1,	1,	0,	2,	2,	3,	2,	2,	1,	16
apikal	.....	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0
basal	.....	2,	0,	3,	0,	2,	2,	0,	1,	1,	3,	14
apikal	.....	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0

Es drängt sich der Gedanke auf, dass hier der Wundstoff, welcher an der apikalen Schnittfläche gebildet wird, einfach nach der Basis abtransportiert werden könnte, genau wie der Wuchsstoff; wir sahen ja, dass eine ganz geringe Wuchsstoffmenge *nur* an der Basis Wurzeln hervorruft, auch wenn diese Wuchsstoffmenge *nur* an der Spitze angebracht wird. Zur Prüfung dieses Gedanken war folgender Versuch anzustellen. Einseitig und zwar nur an der Spitze Wundstoff zu erzeugen, geht nicht an frischen Stecklingen, sondern nur an solchen, die schon nach dem erstmaligen Abschneiden ihre Bewurzelung vollendet haben; jedoch wirkt in diesem Falle die schon vorhandene Bewurzelung störend. Ich habe demnach in einer Reihe aus 7 bewurzelten Stecklingen überall die bewurzelten Enden abgeschnitten, die Spitze aber unberührt gelassen; die Wiederholung der früheren Reihe mit zwei frischen Anschnitten hielt ich für überflüssig. Während die letzteren immer eine abermalige Bewurzelung gezeigt hatten, fehlte diese in der neuen mit nur einer einzigen frischen Schnittfläche vollständig, wie die folgenden Zahlen zeigen:

Erstmalig angestellt; ohne Heteroauxin; normal; Basis in Wasser:

										insgesamt
apikal	..	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,		0
basal	...	2,	1,	1,	4,	3,	1,	1,		13

Dieselben Stecklinge nach Abschneiden der bewurzelten Basis:

								insgesamt
apikal ..	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0
basal ...	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0,	0

Ich kann das nur so erklären, dass zur Wurzelanregung die Wundstoffmenge mindestens zweier Schnittflächen erforderlich ist, und dass die von der apikalen Schnittfläche gebildete Menge nach der Basis abfließt und sich der hier gebildeten hinzufügt. Die Tatsache, dass bei den Kontrollen immer nur die Basis Wurzeln bildet, ist hiernach einem streng basipetalen Wundstofftransport zuzuschreiben, welcher demjenigen des Wuchsstoffes völlig vergleichbar ist.

Es zeigen nach allem die Wundstoffe immer mehr Eigenschaften, welche auch den Wuchsstoffen zukommen. Sie lösen Kern- und Zellteilungen aus in erwachsenen Zellen und im Kambium (G H 1935, SÖDING 1936); sie veranlassen Wurzelbildung, welche anatomisch genau so verläuft wie durch Wuchsstoffwirkung (5. Abschnitt) und welche an derselben Stelle entsteht (siehe unten); sie werden wie der Wuchsstoff nur in einer einzigen Längsrichtung transportiert. In all diesen Hinsichten sind sie also schon jetzt der langen Reihe von Wuchsstoffen vollwertig anzuschließen. Ob ihnen auch deren wachstumshemmende und -regulierende Fähigkeiten eigen sind, bleibt zu erforschen.

Die ausführliche Literatur über den Entstehungsort von neuen Wurzelanlagen findet man in der neulich erschienenen Arbeit von SMITH (1936) zusammengestellt. Es bezieht sich diese auf Stecklingen ohne künstliche Wuchsstoffzufuhr, also auf Wurzeln infolge Wundstoffwirkung entstanden. Hauptsächlich sind drei Stellen verzeichnet worden: Phloem, Kambium und Perikambium. Sogar wenn mit derselben Pflanze (*Coleus*) gearbeitet wurde, liegt keine vollkommene Übereinstimmung vor. So entstehen nach SMITH (1925) die neuen Wurzeln im Kambium, nach CARLSON (1929) im Perikambium. Die kleine Unstimmigkeit und vielleicht auch andere, werden wahrscheinlich behoben werden können, wenn mit Material desselben Alters gearbeitet wird. So zeigte es sich in meinen *Coleus*-Preparaten, dass in den jüngeren Internodien gewöhnlich interfazikular noch ein Prokambium vorhanden ist, welches sich gegen das Perikambium schwer oder kaum abgrenzen lässt.



## 5. ABSCHNITT

## TRANSPORTBAHNEN — WUCHSSTOFFVERTEILUNG

*Die Transportbahnen.*

Als Transportbahnen für den Wuchsstoff im Steckling kommen die Holzgefäße kaum in Betracht. Dass sie hier den Längstransport besorgen sollten ist wenig wahrscheinlich, weil sie tot sind und wohl kaum die Träger der Polarität sein können. Im Sinne der (korrigierten) WENT'schen Hypothese wäre dieses dennoch denkbar für normal gestellte Stecklinge und zwar so. Im Steckling steckt eine E.M.K., welche fortwährend die Spitze negativ, die Basis positiv zu machen bestrebt ist. Wir wollen den Sitz dieser E.M.K. ins lebende Gewebe verlegen. In diesem Falle könnte das Wasser in den toten Holzgefäßen die Stromkette schliessen; in denselben wäre sodann ein elektrischer Strom von der Basis nach der Spitze anzunehmen, welcher die Anionen hinunter führen müsste. Aber auch in dieser, physikalisch weniger bedenklichen Form scheitert die simplistische Hypothese sofort an den inversen Stecklingen; diese müssten nach ihr entweder an ihren aufragenden Bases das positive Potential beibehalten oder aber den Wuchsstoff apikal transportieren. Beides trifft nicht zu.

Ein Transport durch das Phloem ist weit wahrscheinlicher und wird dementsprechend meistens angenommen. Erstens wissen wir durch SCHUMACHER (1933) dass ein schneller Transport (LAIBACH u. FISCHNICH, 1936 <sup>1</sup>) in den Siebgefäßen tatsächlich vorkommt. Den lebenden Phloem-Elementen kann eine einseitige Polarität ganz gut innewohnen; und schliesslich entstehen hier die Wurzeln bei geringen Wuchsstoffdosen immer nahe am Phloem im Perikambium; erst wenn viel Wuchsstoff vorhanden ist, bilden sie sich (im Perikambium) auch interfaszikulär. Zudem ergaben ja auch die Ringelungsversuche an holzigen Pflanzen (COSTER 1927, SÖDING 1932) und an holzigen Stecklingen (COOPER, 1935, 1936) einen Transport im Phloem. Schliesslich ist der normale Transport im Phloem basipetal gerichtet.

Das Rindenparenchym scheint fast nur einen Quertransport zu vermitteln. Ein schmaler Ring aus Wuchsstoffpaste, in halber Höhe um einen Steckling auf die intakte Epidermis gelegt, veranlasst eine Wurzelbildung, welche erst ein wenig basalwärts vom Ring einsetzt und sich von hier bis an die basale Schnittfläche fortsetzt; die obere Hälfte bleibt wurzelfrei. Das sieht danach aus, als wenn der Wuchsstoff die Epidermis, das Rindenparenchym und das Perikambium in der Querrichtung durchsetzt (ohne Wurzelbildung zu veranlassen); dann aber (vom Phloem) abtransportiert wird und erst Wurzeln erzeugt wenn es von diesem wieder ins Perikambium gerät; hier kann man kaum umhin, des HABERLANDT'schen Leptomhormons gedächting zu werden.

Einen Längstransport verraten in diesen Versuchen die Parenchymzellen nicht. Bei den inversen Stecklingen, welche die Wuchsstoffpaste oben, d.h. an der basalen Schnittfläche erhielten, bilden sich die vielen Wurzeln aber über eine ganz kurze Strecke unterhalb (= apikal von) der Schnittfläche, was immerhin ein geringes Eindringen in dieser Richtung bedeutet.

Wenn schliesslich das Kambium den Längstransport besorgte, wäre es kaum verständlich, dass die Wurzelbildung mit wenig Wuchsstoff auf die faszikularen Teile des Perikambiums beschränkt ist; man müsste denn schon wieder zu den Leptomhormonen greifen.

#### *Wuchsstoffwirkung und Wuchsstoffmenge.*

Wie oben vielfach gezeigt wurde ändert sich die Wirkung des Wuchsstoffes mit der zugeführten Menge; überhaupt lassen sich mehrere Verschiedenheiten in der Wuchsstoffwirkung nach einem Grundgedanken von Frl. GOUWENTAK (1936) aus der verschiedenen Menge des wirksamen Heteroauxins erklären und zwar nach folgender Überlegung. In unserer vorigen Mitteilung (G H 1935) wurde schon auf die an der Schnittfläche auftretenden Regionen der Kallusbildung, der Kambiumtätigkeit und der Wurzelbildung hingewiesen. Diese Tatsache erfuhr eine Erweiterung durch die anatomische Untersuchung der bewurzelten Enden normal gestellter Stecklinge, welche eine Heteroauxingabe von etwa 0,02  $\gamma$  (nur basale Wurzelbildung), bzw. etwa 20  $\gamma$  (basale und apikale Wurzelbildung) bekommen hatten. Bei der geringen Wuchsstoffmenge sind an der Basis die auftretenden Wurzeln und deren Anlagen die einzigen Änderungen im Bild. *Die Spitze zeigt keine Spur von Wuchsstoffwirkung.* Bei der grösseren Menge Heteroauxin tritt an der apikalen Schnittfläche Kallus, in welchem viele tracheale Elemente, auf; ausserdem viele neue Zellwände im Rindenparenchym. Weiter von der Schnittfläche entfernt verschwinden diese Bildungen und tritt die Zone regelmässiger Kambiumbildung auf; anschliessend folgt die Zone der Wurzelbildung. Dasselbe Bild zeigt auch das basale Ende, aber ohne Kallusbildung. Diese Gewebedifferenzierungen am apikalen und basalen Ende des Stecklings dehnen sich nur aus über einen Abstand von 2–3 mm von der Schnittfläche.

Dieselben Erscheinungen wie bei dem normal gestellten Steckling treten auch auf am oberen Ende eines invers gestellten Stecklings mit etwa 20  $\gamma$  Heteroauxin an die morphologische Basis zugeführt: Bildung von Kallus und trachealen Elementen, Zellteilungen im Rindenparenchym und Wurzelbildung in grösserem Umfang, auch den Gefässbündeln nicht gegenüber. Die Zonierung tritt hier aber nicht deutlich hervor; die einzelnen Regionen greifen weit übereinander. Ausserdem treten im Perikambium gegenüber den Gefässbündeln Sklerenchymbündel auf, welche sonst nur in älteren Stengelteilen auftreten; an-

scheinend hat hier der Wuchsstoff eine alternde Wirkung.

Diese Verschiedenheiten in der Wuchsstoffwirkung lassen sich nun aus der Menge des wirksamen Heteroauxins erklären. Bei einer geringen Heteroauxinmenge entstehen nur Wurzeln; aller Wuchsstoff wird von der Spitze nach der Basis hin abtransportiert und reicht da nur zur Wurzelbildung aus. Wenn mehr Wuchsstoff vorhanden ist, wird nur ein Teil abtransportiert; an der Basis und Spitze kommt, bezw. bleibt noch so viel Wuchsstoff, dass ausser der Wurzelbildung noch andere Differenzierungen auftreten. Bei dem inversen Steckling tritt kein Abtransport auf, wassich schon in der fast fehlenden Zonierung äussert; die Wuchsstoffmenge ist daher an der Basis so gross, dass auch weit verfrüht schon Sklerenchymbündel gebildet werden. Ähnliche Gewebedifferenzierungen unter Einfluss von verschieden grossen Mengen Heteroauxin hat GOUWENTAK (1936) beschrieben; durch eine Menge von etwa 10  $\gamma$  entstand in Zweigstücken von *Fraxinus normales* Frühholz, dagegen durch eine Menge von  $\pm 35 \gamma$  erst in weiterer Entfernung vom Applizierungsort Frühholz und in ihrer Nähe mehr folgehölzähnliches Holz. Vgl. SÖDING 1937.

Auch die abweichende Bewurzelung von Stecklingen geringerer Länge sowie bei anderweitiger Wuchsstoffzufuhr können aus Konzentrationsunterschieden verstanden werden, wenn man dazu erstens eine Stauung des überschüssigen Wuchsstoffes gegen die Basis annimmt indem jede Zelle nur ein bestimmtes Quantum aufnehmen kann; zweitens ein schnelleres Eindringen durch die intakte Kutikula als durch die Schnittfläche und drittens, vielleicht, eine teilweise Inaktivierung während des Transportes. Keine dieser Annahmen ist neu. (LAIBACH und FISCHNICH 1936 II)

Die zu erklärenden Erscheinungen wären die folgenden:

Ein Steckling mit seiner Basis in eine Wuchsstofflösung gestellt zeigt Wurzelbildung am ganzen in der Lösung tauchenden Teil. Steht der Steckling mit der Spitze in einer solchen Lösung, so treten auch am oberen Ende Wurzeln auf. Bei dieser Versuchsaufstellung dringt der Wuchsstoff senkrecht zur Längsachse durch die Epidermis und das Parenchym schnell ein, und erreicht nach der 2. Annahme trotz des Abfuhrs bald die zur Wurzelbildung erforderliche Konzentration.

An kurzen Internodienstücken zeigt die Bewurzelung das folgende Bild: Eine Menge von  $\pm 20 \gamma$  Heteroauxin an nur 3 cm langen normal gestellten Stecklingen appliziert, induziert apikal über eine grössere Strecke, als bei den 4,5 cm langen Stecklingen, Wurzelbildung; über dieser längeren Strecke muss hier somit eine derartige Heteroauxinkonzentration angenommen werden, dass dadurch Wurzelbildung auftreten kann, während sich bei längeren Versuchsobjekten die gleiche Heteroauxinmenge über einen grösseren Abstand verteilt oder gar beim Transport teilweise inaktiviert hat und daher nicht zur Wurzel-

bildung ausreicht. (Dasselbe konnte an einem 4,5 cm langen Steckling erzielt werden, wenn die Wuchsstoffpaste (25  $\gamma$ ) in der Mitte des Stecklings angebracht wurde, S. 55, unten). Bei den kurzen Stecklingen zeigte auch das basale Ende dasselbe Bild.

Eine mögliche Verteilung des Heteroauxins liesse sich nach obigem folgenderweise skizzieren, (Fig. 5).

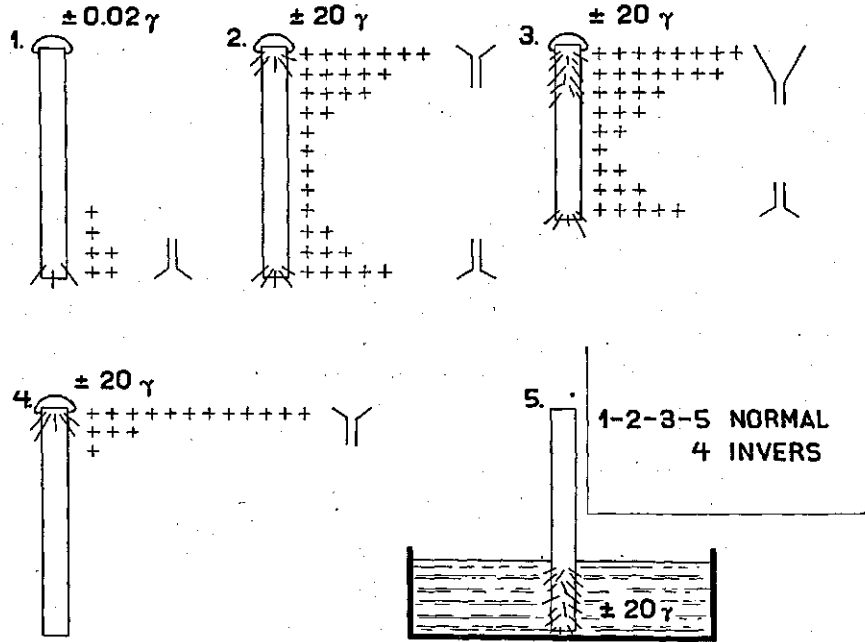


Fig. 5: Mögliche Verteilung des Heteroauxins im Steckling.

Die Plusverteilung ist nach grösserem Masstab angegeben worden als die Stecklinge.

Bei einer Menge Heteroauxin = + keine Reaktion.

„ „ „ „ = ++ bis ++++ Wurzelbildung.

„ „ „ „ = +++++ bis ++++++ Kallus, Zellteilung, tracheale Elemente.

„ „ „ „ > ++++++ überdies noch Sklerenchymbildung.

Eine Aufteilung des Stecklings und die Bestimmung des Wuchsstoffgehaltes in den verschiedenen Strecken würde hierüber vielleicht Aufschluss geben.

#### SCHLUSS

Der Versuch, die polaren Wuchsstoffverschiebungen an Stengeln und Wurzeln in physikalischem Sinne aus vorhandenen Potentialdifferenzen zu erklären, hat zwar Anlass gegeben zu vielen Untersuchun-

gen, doch haben diese zur Klärung der Frage wenig beigetragen. Es ergaben erstens die Potentialmessungen selbst bis jetzt verschiedene, ja entgegengesetzte Werte, sogar am selbigen Objekte (vergl. Nachtrag). Zweitens aber sind die physikalischen Grundlagen der Erklärungsversuche bei weitem nicht hinreichend geklärt. Das überaus interessante geoelektrische Phänomen BRAUNER's, dass meistens und auch von WENT als Ausgangspunkt benutzt wurde, steckt noch voller Rätsel. Woher stammt der „Vorschlag“? Erhält sich das Potentialgefälle auf die Dauer, auch wenn es einen Strom liefert, sei es einen sehr schwachen? Und, falls es sich nach der ersten Lageveränderung des toten Versuchsobjektes auf die Dauer hält, auch wenn man keine neue Lageveränderung vornimmt, woher stammt die dazu erforderliche Energie? Wie verhält sich das Wuchsstoffanion andern Ionen gegenüber in bezug auf die Erzeugung des geoelektrischen Effektes selbst? Welchen lokomotorischen Kräften unterliegt es seitens dieses Effektes? Dass man hier ohne weiteres zur „Kataphorese“ greifen darf, ist von vornherein nicht sicher; dazu sind die Verhältnisse doch zu kompliziert, während diesbezügliche Modellversuche fehlen.

1935 zählte BRAUNER drei Tatsachen auf (a.a.O., S. 270, c) als Indizien einer *aktiven* Ablenkung durch das transversale Kraftfeld, nämlich erstens, dass der Sinn der geotropischen Krümmungen stets der Voraussetzung entsprechen, dass das Wuchsstoffanion nach der Richtung des äusseren Pluspols verschoben wird. Solange wir aber nicht wissen, wie diese Ablenkung mit dem Potentialgefälle nach physikalischen Gesetzen zusammenhängt, kann die Richtung der Ablenkung nicht als ein Zeugnis einer direkten elektrostatischen Wirkung oder Kataphorese gelten. Der geoelektrische Effekt wird der Adsorption der Anionen zugeschrieben; diese sollen somit in Ruhe bleiben, während die zugehörigen Kationen in den Kapillaren der Membran heruntersinken. Wie kommt es, dass nun eben das Wuchsstoffanion nicht fixiert, sondern verschoben wird?

Das zweite Indizium bildet der von BRAUNER entdeckte Elektrotropismus (ebenda, a); dieser hat aber als solches auch keinen Wert, weil (S. 43) die Krümmungen in paradoxaler Richtung stattfinden; vielmehr deuten sie auf kompliziertere Verhältnisse.

Als drittes Indizium führt BRAUNER an, dass der Sinn dieser Krümmungen bei gleicher Richtung des äusseren Kraftfeldes für Wurzel und Spross invers verschieden ist; dieses ist aber auch bei indirekter Beeinflussung gut denkbar. Gilt doch für das Feld der Schwerkraft dasselbe, ohne dass dieses auf ein direktes Hinuntersinken des Wuchsstoffes hindeutet.

WENT hat bekanntlich die einfache direkte Ablenkung nach der Art einer Kataphorese als Erklärung des Geotropismus vorausgesetzt; dann aber den polaren Transport des Wuchsstoffes damit gleichge-

stellt, nur mit dem Unterschied, dass hier nicht das geoelektrische sondern ein eigenes inneres Potentialgefälle die treibende Kraft liefere. Die Gleichsetzung beider Phänomene wäre aber zuerst physikalisch zu begründen gewesen, weil es sich auf dem ersten Blick um grundverschiedene Sachen handelt. Beim geoelektrischen Effekt wird das Potentialgefälle von der Schwere bzw. der Fliehkraft hervorgerufen; die Energie wird von aussen zugeführt. Bei der „eigenen Polarität“ aber stammt es aus dem Organ selbst, d.h. letzteres wirkt bei Abgabe eines „Ruhestromes“ im ganzen als ein galvanisches Element, welches sodann (S. 24) die Anionen in seinem Innern in der falschen Richtung treiben müsste.

Schon oft ist seit 1932 angegeben worden, dass Polarität im Wuchsstofftransport und Elektropolarität nicht immer zusammengehen. Auch ist ein Zusammenhang der Potentialdifferenzen mit Wachstum des öfteren gezeigt worden (RAMSHORN 1934, CLARK 1935). Am *Coleus-Internodium* liegen nun die Potentialmessungen beim Wuchsstofftransport und beim Einsetzen des Wachstums zeitlich sehr weit auseinander und es hat sich gezeigt, dass das nach aussen messbare eigene Potentialgefälle nicht mit der Polarität des Wuchsstoffstromes zusammenhängt, sondern mit der Schwerkraft sowie mit der Wurzelbildung. Dieses scheint mir mit der WENT'schen Theorie unvereinbar, auch wenn man die Theorie in irgend einer Weise abändern würde um die Richtungsunstimmigkeiten auszumerzen.

#### NACHTRAG

Während der Drucklegung dieser Arbeit erhielt ich zwei Publikationen in *Plant Physiology* Vol. 12, Nr. 2 (CHOLODNY and SANKEWITSCH; CLARK), welche in enger Beziehung zu meinen Untersuchungen stehen, leider aber nicht mehr im Text besprochen werden konnten.

CHOLODNY and SANKEWITSCH (S. 385) verzeichnen einen Einfluss des elektrischen Stromes auf das Wachstum von *Avena-Koleoptilen*. Sie können aber ihre Resultate nicht mit der WENT'schen Theorie in Übereinstimmung bringen und verlegen die Steuerung des Transportes auch in das lebende Protoplasma. Obgleich ich mit ihrem Endschluss einverstanden bin, ist der Ausgangspunkt ihrer Arbeit: Wuchsstofftransport in der Koleoptile durch elektrische Ströme, eigentlich schon von KÖGL, HAAGEN SMIT und VAN HULSEN (1936) überholt worden.

CLARK (S. 409) verfiel gewissermassen WENT's Hypothese, indem er erstens die Farbstoffversuche wiederholt und erweitert, wobei er WENT's Angaben bestätigt fand. Die „negativen“ Farbstoffe drangen bei *Impatiens* in niederen Konzentrationen (herunter bis 0,001%) kaum ein, weder basal noch apikal; auch die höheren Konzentrationen (hinauf bis 0,1%) drangen im Mittel nur 3 mm ein an der Spitze, an der

Basis weniger als 0,2 mm. Der Vergleich dieser Färbungen mit der Aufnahme und dem Transport des Wuchsstoffes wird dadurch wenig überzeugend, dringt doch der Wuchsstoff an der Basis fast gerade so weit ein wie diese Farben an der Spitze. Und schliesslich lässt sich fragen, wenn die sauren Farbstoffanionen vom positiven Ende angezogen, vom negativen Ende aber abgestossen werden, wie geraten sie dann überhaupt, trotz dieser Abstossung aus der Lösung in die negative Schnittfläche hinein? Zudem wurden „Cuttings“ an welchen die Färbung nicht zu unterscheiden war oder keine Infiltration aufgetreten war, in den Aufgaben weggelassen. Die Ergebnisse RAMSHORN's nach welchen an den Impatiens-Hypokotylstücken die apikalen Teile gegen die basalen positiv seien, werden von CLARK zurückgewiesen. CLARK, wie übrigens auch schon WENT getan hat, weist nachdrücklich darauf hin, dass seine elektrische Polarität angegeben wird mit bezug auf den äusseren Strom („with respect to the external circuit“); er macht sich aber nicht bewusst, dass die WENT'sche Hypothese sich damit eben nicht verträgt. Weiter hat CLARK mittels eines Fadenelektrometers nach WULF und verschiedener unpolarisierbarer Elektroden Potentialdifferenzen gemessen an abgeschnittenen Stücken von Hafer- und Mais-Koleoptilen, sowie von Pisum- und Vicia-Stengeln, auch an intakten Koleoptilen und Stengeln; alle wurden am apikalen Ende negativ befunden, was mit WENT's Hypothese angeblich übereinstimme, tatsächlich aber (oben, S. 24) mit derselben unvereinbar ist. — Über den Transport des Wuchsstoffes schreibt CLARK als Schluss seiner Literaturbetrachtung: „it may be said that evidence seems to favor both protoplasmic streaming and activated diffusion as velocity components in transport, and bioelectric potentials as the cause of polarity in the transport of auxin in plants“ (S. 413, 414). Was damit gemeint ist, wird die zugesagte zweite Abhandlung lehren.

#### ZUSAMMENFASSUNG

1. In Coleus-Stecklingen geht der Transport des Wuchsstoffes nur in basipetaler Richtung, auch wenn die Stecklinge invers gestellt sind.
2. Diese Transportrichtung ist von der Schwere unabhängig.
3. Die Erklärung des unipolaren Transportes nach WENT aus den „inneren“ Potentialdifferenzen trifft hier nicht zu, indem die senkrecht gestellten Stecklinge ohne Wuchsstoff immer an ihrem nach oben gekehrten Ende negativ sind gegen das nach unten gekehrte Ende, gleichviel ob sie normal oder invers stehen.
4. Dieses Potentialgefälle ist dem BRAUNER'schen geoelektrischen Phänomen völlig gleichzustellen; beim Umkehren der Stecklinge stellt es sich dem Vorzeichen nach (unten positiv, oben negativ) sofort wie-

der ein, gleichviel ob das apikale oder das basale Ende zuerst unten stand. Es erreicht aber erst nach einiger Zeit wieder seine vorherige Grösse.

5. Wuchsstoffpaste basal oder apikal angelegt, hat auf dieses Potentialgefälle keinen Einfluss; nach angefangener Wurzelbildung ist aber das Potentialgefälle bedeutend herabgesetzt. Dieses deutet auf einen Einfluss des Wachstums (resp. der Atmung) auf das Potentialgefälle hin und zwar in Anschluss an RAMSHORN u.A. auf einen positivierenden.

6. Die Beziehungen zwischen Potentialdifferenzen und Wuchsstoffverschiebungen in Pflanzenteilen sind nicht direkter Natur sondern indirekter, indem sie durch Vermittlung unbekannter Prozesse im Protoplasma zu Stande kommen.

7. Der Betrag um welchen das Potentialgefälle herabgesetzt wird, ist bei den doppelseitig bewurzelten Internodien grösser als bei den nur einseitig bewurzelten und bei schwacher Bewurzelung durch geringe Wuchsstoffdosen kleiner als bei starker Bewurzelung.

8. Ein künstliches, statisches, elektrisches Feld, dessen Kraftlinien der Längsachse der Stecklinge parallel laufen, hat wahrscheinlich auf den Wuchsstofftransport keinen Einfluss.

9. Ein schwacher elektrischer Strom ( $10^{-7}$ — $10^{-6}$  Ampere), der Länge nach durch den Steckling geführt, hat anscheinend den Wuchsstoffstrom gehemmt, wenn er von der apikalen nach der basalen Schnittfläche geführt wurde und der Wuchsstoff apikal angelegt war.

10. Die botanische Polaritätstheorie WENT's ist nicht nur nach den obigen sub 3 und 5 genannten Tatsachen zurückzuweisen; sie enthält in ihrem Grundsatz einen physikalischen Widerspruch, der sie von vornherein undiskutierbar macht.

11. Wundstoffe werden in Coleus-Stecklingen gerade so wie Wuchsstoffe nur basipetal transportiert.

12. Wurzeln, welche von Wundstoffen hervorgerufen sind, sind anatomisch den Wuchsstoffwurzeln von Anfang an völlig gleich; beide entstehen im Perikambium.

13. Bei grösseren Heteroauxindosen bilden sich Wurzeln im Perikambium auch interfaszikular, bei kleineren nur faszikular in Anschluss an das Phloem.

14. Grössere Wuchsstoffdosen rufen nahe an der Schnittfläche nicht nur Wurzeln, sondern neben dem früher beschriebenen Kallus, Kambiumteilungen und tracheale Elemente, zum Schluss auch noch Sklerenchymfaserbündel hervor.

Vorliegende Arbeit wurde im „Laboratorium voor Plantkunde der Landbouwhoogeschool“ unter Leitung von Herrn Professor Dr E. REINDERS ausgeführt. Für seine wertvollen Anregungen bin ich Herrn Professor REINDERS zu grossem Dank verpflichtet.



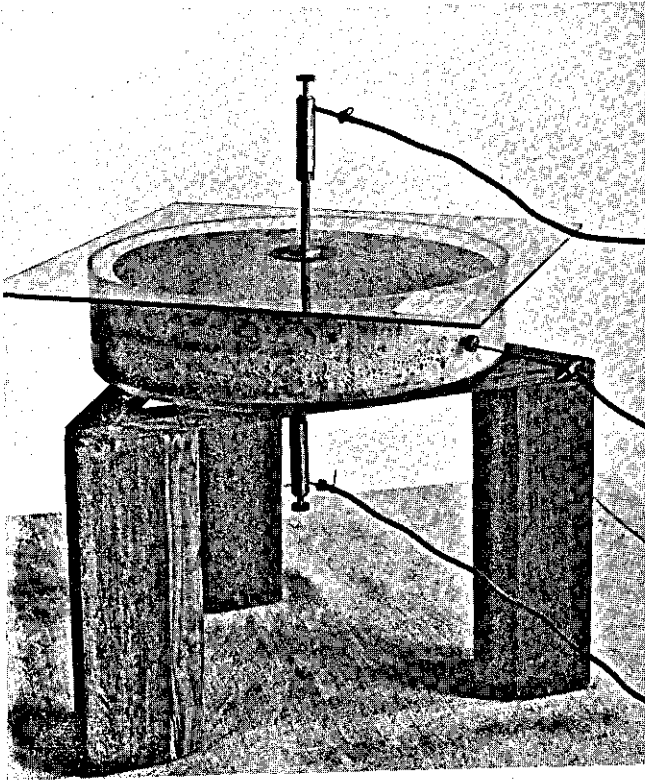


Abb. 1:  
Apparatur beim  
künstlichen elek-  
trostatischen Feld.  
Auf der paraffi-  
nierten Wand an  
der Innenseite der  
Dose in Tropfen  
kondensiertes  
Wasser.

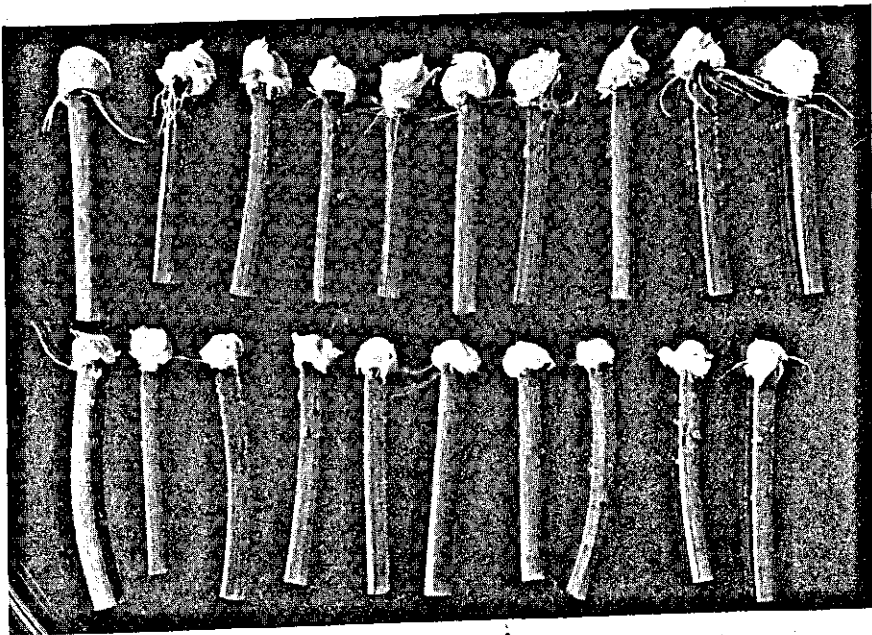


Abb. 2: Versuch mit invers stehenden Stecklingen. Obere Serie mit etwa 100  $\gamma$  Heteroauxin je Steckling. Wurzelbildung am oberen (= morphologisch basalen) Ende infolge dieser Wuchsstoffzufuhr. Untere Serie mit Wasserpaste. Wurzelbildung wie oben aber durch Wundstoffe (Photographiert 14 Tage nach Versuchsbeginn).

## SAMENVATTING

De polariteit die *Coleus*-stekken met betrekking tot het groeistoftransport vertonen, komt bij normaal rechtopstaande stekken tot uiting, doordat onder invloed van een geringe heteroauxinedosis ( $\pm 0,01 \gamma$  per stek) alleen wortels aan de basis gevormd worden, terwijl bij een grotere hoeveelheid ( $\pm 20 \gamma$ ) ook wortels aan de top optreden; bij invers staande stekken met groeistof aan het bovineinde toegediend, worden alleen aan dit einde wortels gevormd (GOUWENTAK und HELLINGA, 1935). Waarom wortelen deze inverse stekken met basale groeistoftoevoer niet aan hun morphologische top? De inverse stand zelf is hiervan niet de oorzaak, want inverse stekken waarbij aan het onderende heteroauxine in lanolinepasta aangebracht werd, vertoonden zowel aan de top als aan de basis wortelvorming (tabel blz. 9). De oorzaak ligt in de afwezigheid van een transport van de basis naar de top, want noch in het water, waarin de inverse stekken stonden en dat met chloroform op groeistof geëxtraheerd werd (Tab. 2), noch in de apicale delen van deze stekken (Tab. 3) kon groeistof, met behulp van de wortelvormingstoets op *Coleus*-stekken, aangetoond worden.

Het transport van groeistof in deze stekken vindt dus alleen plaats in basale richting; van de krachten, die hierbij werkzaam zijn is nog weinig bekend; men heeft deze wel gezocht in de elektrische potentiaalverschillen in de plant aanwezig; daar het werkzame deel van de groeistof het anion is, zou dit dan door een positieve pool aangetrokken, door een negatieve afgestoten moeten worden (WENT's „Botanische Polaritätstheorie", 1932). In dit onderzoek werd allereerst aangetoond, dat de fysische grondslag van deze theorie onjuist is. Afgezien hiervan was het mogelijk, dat de inderdaad bestaande potentiaalverschillen verantwoordelijk zijn te stellen voor het polaire transport van de groeistof, hetgeen nu onderzocht werd.

Voor het meten van de potentiaalverschillen werd van een apparaat gebruik gemaakt, waarbij twee triodelampen ingebouwd waren. Het te meten verschil werd op het rooster van de eerste lamp gebracht en de hierin optredende verandering met de tweede lamp versterkt. Er werd gemeten volgens de nul-methode, zodat het apparaat zo goed als geheel statisch werkte. Als insteekelectroden werd gebruik gemaakt van zilver-zilverchloride- (op platinadraad) elektroden.

Het bleek, dat zowel bij normale als bij inverse stekken met en zonder groeistof steeds het bovineinde negatief ten opzichte van het onderende was (Tab. 5) en dat vóór de beworteling de gevonden potentiaalverschillen bij normaal en invers staande stekken met en zonder groeistof gelijk waren. De stand van het object beïnvloedt de potentiaal dus niet, evenmin de toegediende groeistof; dit verschijnsel vertoont veel overeenkomst met BRAUNER's geoelectrisch effect. Na de

beworteling vertoonden de proefreeksen zonder en met groeistof in hun potentiaalverval wel degelijk verschillen, welke hieronder aangegeven zijn. Uit deze verschillen tussen de series volgt, dat de grootte van het potentiaalverval niet samenhangt met de stand van de stekken of met groeistofoediening, maar met de als gevolg hiervan optredende wortelvorming.

Drie series rechtopstaande stekken, die per stek resp.  $\pm 100 \gamma$ ,  $\pm 20 \gamma$  heteroauxine, en lanoline pure aan de top toegediend kregen, vertoonden drie dagen na het begin der proef gelijke potentiaalverschillen (Tab. 8); ook anatomisch was in de stekken nog niets van een groeistofwerking te zien. Nadat evenwel de wortelvorming was opgetreden vertoonden deze series wel duidelijke verschillen, en wel zo, dat de series met groeistof, welke de meeste wortels hebben, steeds het kleinste negatieve potentiaalverschil vertoonden (Tab. 9). De verandering in het potentiaalverschil treedt dus pas op bij of na de beworteling. Uit deze proeven blijkt ook, dat het potentiaalverschil niet de oorzaak is van het polaire transport van de groeistof, want zowel bij normale als bij inverse stekken is de bovenkant negatief en de onderkant positief, terwijl geen transport van de basis naar de top optreedt; wel van de top naar de basis bij inverse stekken in de richting van de positieve naar de negatieve kant, wat dus tegen de gedachte van electrisch transport ingaat.

De boven reeds genoemde hypothese van een groeistoftransport door kataphorese was ook aanleiding tot het nagaan van het gedrag van groeistof aan stekken toegevoegd, die in een electrisch veld stonden. Bij de normaal rechtopstaande stekken was het veld, waarvan de krachtlijnen parallel met de lengteas der stekken liepen, zodanig dat boven de stek de positieve en onder de negatieve pool was aangebracht. Indien er dus een invloed bestond, dan zou deze bestaan in het vasthouden van de groeistof aan de bovenkant. Bij de inverse stekken was het veld boven negatief, onder positief; de groeistof zou dus gedwongen worden naar de morphologische top te gaan. Uit de proeven bleek dat het transport van groeistof in de stek door het gebruikte electrostatische veld niet te beïnvloeden was en dat de groeistof gedeeltelijk in de pasta door het veld werd vastgehouden.

In aansluiting op deze proeven werd ook de invloed van een zwakke electrische stroom op het groeistoftransport nagegaan. Het bleek mogelijk het transport in de stek in zoverre hierdoor te beïnvloeden, dat als de positieve pool apicaal en de negatieve basaal was aangebracht, ook wortelvorming aan de top van normaal staande stekken optrad. Hier wordt dus waarschijnlijk de groeistof ten dele tegengehouden; bij de contrôlestekken trad aan de top nooit wortelvorming op.

De aan de contrôlestekken optredende wortels zijn ontstaan door de werking van wondstoffen; in hun gedrag vertonen deze stoffen veel

overeenstemming met dat der groeistoffen; zo is ook hun transport polair. Ook vertonen de wortels, ontstaan door groeistoffen of door wondstoffen anatomisch geen verschillen. Bij het verdere anatomisch-microscopische onderzoek bleek dat geringe hoeveelheden ( $\pm 0,01 \gamma$  per stek) heteroauxine alleen wortelvorming veroorzaken; groter wordende doses verwekken ook cambiumdelingen, callusvorming en tracheale elementen en tenslotte ook sklerenchymbundels; deze laatste treden zonder groeistof alleen op oudere leeftijd op. Groeistof versnelt dus blijkbaar het ontwikkelingsproces van de weefsels in de stek.

Als vermoedelijke transportbaan van het heteroauxine wordt het phloem aangezien, terwijl tenslotte een voorstelling gegeven wordt van een mogelijke verdeling van de groeistof in de stek.

## LITERATURVERZEICHNIS

- AMLONG, H. U., Untersuchungen über die Beziehungen zwischen geoelektrischem Effekt und Geotropismus. *Planta* 1934, 21, 211-250.
- AMLONG, H. U. und E. BÜNNING, Über elektromotorische Kräfte an elektrisch gereizten Wurzeln. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 1934, 52, 445-458.
- EVERY, G. S., Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of *Nicotiana* and its relation to polarized growth. *Bull. Torrey Bot. Club* 1935, 62, 313-330.
- BAINES, A. E., *Studies in electrophysiology*. London 1918.
- BEUTNER, R., *Physical chemistry of living tissues and life processes*. Baltimore 1933.
- BOSE, J. CH., *Life movements in plants*. *Trans. Bose Res. Inst. Calcutta* 1919, Vol. II; 1920, Vol. III; 1921, Vol. IV.
- BRAUNER, L., Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1927, 66, 381-428.
- BRAUNER, L., Membranstruktur und geoelektrisches Effekt. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1928, 68, 711-770.
- BRAUNER, L., Über polare Permeabilität. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, 1930, 48, 109-119.
- BRAUNER, L., Zum Problem der transversalen Wuchsstoffverschiebung bei tropistischer Reizung. *Proc. 6e Intern. Bot. Congres* 1935, II, 269-271.
- BRAUNER, L. und E. BÜNNING, Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 1930, 48, 470-476.
- BUFF, (zitiert nach MÜLLER-HETTLINGEN), *Ann. d. Chem. u. Pharm.* 1854, 89, 76.
- BÜNNING, E., Elektrische Potentialänderungen an seimonastisch gereizten Staubfäden. *Planta* 1934, 22, 251-268.
- BURGE, W. E. and R. KROUSE, The cause of the electrical phenomena in plants. *Am. Journ. of Bot.* 1935, 22, 906-907.
- BUY, H. G. DU, Über Wachstum und Phototropismus von *Avena sativa*. *Rec. d. trav. bot. Neerl.* 1933, 30, 798-925.
- CARLSON, M., Origin of adventitious roots in *Coleus* Cuttings. *Bot. Gaz.* 1929, 87, 119-127.
- CHOLODNY, N., Beiträge zur Analyse der geotropischen Reaktion. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1926, 65, 447-460.
- CHOLODNY, N., Verwundung, Wachstum und Tropismen. *Planta* 1931, 13, 665-695.
- CHOLODNY, N., Über die Bildung und Leitung des Wuchshormones bei den Wurzeln. *Planta* 1934, 21, 517-530.
- CHOLODNY, N., Über das Keimungshormon von Gramineen. *Planta* 1935, 23, 289-312.
- CLARK, W. G., Note on the effect of light on the bioelectric potentials in the *Avena-coleoptile*. *Proc. Nat. Acad. Sc.* 1935, 21, 681-685.
- COOPER, W. C., Hormones in relation to rootformation on stemcuttings. *Plantphysiology* 1935, 10, 789-795.
- COOPER, W. C., Transport of rootforming hormone in woody cuttings. *Plantphysiology* 1936, 11, 779-794.
- CORDES, H. und F. LAIBACH, Über die Abhängigkeit des Wachstums von der Assimilation. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1936, 84, 223-233.
- COSTER, CH., *Zur Anatomie und Physiologie der Zuwachszonen- und Jahresringbildung in den Tropen*. Diss. Wageningen 1927.
- CYSOUW, H. A., *Peptisatie en isomorfie*. Diss. Utrecht 1934.

- DEDJAR, E., Neue Erfahrungen mit dem Röhrenpotentiometer nach FÜRTH, Protoplasma 1931, 13, 426-436.
- DIJKMAN, M. J., Wuchsstoff und geotropische Krümmung bei *Lupinus*. Rec. d. trav. bot. Neerl. 1934, 31, 391-450.
- DOLK, H. E., Geotropie en groeistof. Diss. Utrecht 1930.
- DRAWERT, H., Untersuchungen über den Erregungs- und den Erholungsvorgang in pflanzlichen Geweben nach elektrischer und mechanischer Reizung. Planta 1937, 26, 391-419.
- FABER, E. R., Wuchsstoffversuche an Keimwurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot. 1936, 83, 439-470.
- FANU, B. LE, Auxin and correlative inhibition. New Phytologist 1936, 35, 205-221.
- FISCHNICH, O., Über den Einfluss von  $\beta$  indolylessigsäure auf die Blattbewegungen und die Adventivwurzelbildung von *Coleus*. Planta 1935, 24, 552-584.
- FÜRTH, R., Über die Messung von elektromotorischen Kräften mikroskopisch kleiner Elemente. Physik. Ztschr. 1927, 28, 696-698.
- FÜRTH, R., Die physikalischen Grundlagen elektrischer Potentiale im Organismus und die direkten Methoden ihrer Messung. Elektrometrie. Koll. chem. Beih. 1929, 28, 235-245.
- GARBARINI, G., Purification de l'éther sulfurique. Bull. de l'Assoc. de chim. du sucre et de distillerie de France et des Colonies, 1908-1909, 26, 1165-1168.
- GICKLHORN, J. und K. UMRATH, Messung elektrischer Potentiale pflanzlicher Gewebe und einzelner Zellen. Protoplasma 1928, 4, 228-258.
- GORTER, CH. J., Groeistofproblemen bij wortels. Diss. Utrecht 1932.
- GORTER, CH. J., Over de groeistof in wortels. Biol. Jaarb. 1936, 3, 205-225.
- GOUWENTAK, C. A., Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff I. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen 1936, 40, Verh. 3.
- GOUWENTAK, C. A. und G. HELLINGA, Beobachtungen über Wurzelbildung. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen 1935, 39, Verh. 6.
- HAAN, IZ. DE, Polar root formation. Rec. d. trav. bot. Neerl. 1936, 33, 292-309.
- HABERLANDT, G., Zur Physiologie der Zellteilung I. Sitzgsber. preuss. Akad. Wiss. Physik. math. Kl. 1913, 318-346.
- HABERLANDT, G., Zur Physiologie der Zellteilung VI. Sitzgsber. preuss. Akad. Wiss. Physik. math. Kl. 1921, 221-235.
- HABERLANDT, G., Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. allg. Bot. 1923, 2, 1-54.
- HARTMANN, H., Reaktionen von Koleoptilen und Wurzeln im elektrischen Feld. Beitr. Biol. d. Pflanzen 1932, 19, 287-334.
- HERMANN (zitiert nach MÜLLER-HETTLINGEN). Pflüger's Archiv 1871, 4, 155.
- HITCHCOCK, A. E. and P. W. ZIMMERMAN, Use of physiological responses for determining absorption and transport of synthetic growth-substances added to soil. Am. Journ. of Bot. 1935, 22, 909.
- HITCHCOCK, A. E. and P. W. ZIMMERMAN, Absorption and movement of synthetic growth-substances from soil as indicated by the responses of aerial parts. Contrib. Boyce Thompson Inst. 1935, 7, 447-477.
- HITCHCOCK, A. E. and P. W. ZIMMERMAN, Effect of growth substances on the rooting response of cuttings. Contrib. Boyce Thompson Inst. 1936, 8, 63-80.
- JANSSEN, L. W., Electriche grensvlakverschijnselen aan glas. Diss. Utrecht 1933.
- JOST, L., Über Potentialdifferenzen am Apfel. Bioch. Ztschr. 1926, 179, 400-410.
- JOST, L. und E. REISS, Einfluss des Heteroauxins auf Längen- und Dickenwachstum. Ztschr. f. Bot. 1936, 30, 335-377.

- JOST, L. und E. REISS, Zur Physiologie der Wachstumsstoffe III, Ztschr. f. Bot. 1937, 31, 65-95.
- KATUNSKY, V., Movement of growth promoting substance and the growth of plants in an electric field. C. R. de l'Acad. d. Sc. de l'U.R.S.S. 1936, II 295-299.
- KELLER, R., Elektrostatik als eigenes Arbeitsgebiet in der Biochemie. Koll. Chem. Beih. 1929, 28, 219-235.
- KELLER, R., Die Elektrizität in der Zelle. Mäh. Ostrau 1932.
- KOCH, K., Untersuchungen über den Quer- und Längstransport des Wachstumsstoffes in Pflanzenorganen. Planta 1934, 22, 190-220.
- KÖGL, F., Über Auxine. Ztschr. Angew. Chem. 1933, 46, 469-473.
- KÖGL, F., A. J. HAAGEN SMIT und C. J. VAN HULSEN, Über den Einfluss unbekannter äusserer Faktoren bei Versuchen mit *Avena sativa*. H. S. Ztschr. f. physiol. Chem. 1936, 241, 17-34.
- KÜMMEL, K., Elektrische Potentialdifferenzen an Pflanzen. Planta 1930, 9, 564-630.
- KUNKEL, A., (zitiert nach WENT). Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1887, 2, 2.
- LAIBACH, F., Über den Einfluss des Lichtes auf das Reaktionsvermögen der Pflanze gegenüber Wachstumsstoff. Jahrb. f. wiss. Bot. 1936, 83, 324-340.
- LAIBACH, F. und O. FISCHNICH, Über Blattbewegungen unter dem Einfluss von künstlich zugeführtem Wachstumsstoff. Biol. Ztbl. 1936<sup>1</sup>, 56, 62-69.
- LAIBACH, F. und O. FISCHNICH, Die Wachstumsstoffleitung in der Pflanze I. Planta 1936, 25, 648-660.
- LAIBACH, F. und O. FISCHNICH, Die Wachstumsstoffleitung in der Pflanze II. Planta 1936, 26, 81-90.
- LUND, E. J., The nature of the control of organic polarity by the electric current. Journ. Exp. Zool. 1924/25, 41, 155-190.
- LUND, E. J., Electric polarity in the Douglas fir. Pub. Puget Sound Biol. Stat. 1929/31, 7, 1-28; 29-37.
- LUND, E. J., Internal distribution of the electric correlation potentials in the Douglas fir. Pub. Puget Sound Biol. Stat. 1929/31, 7, 259-287.
- LUND, E. J. and W. A. KENYON, Electric correlation potentials in growing root tips. Journ. Exp. Zool. 1927, 48, 333-357.
- MAI, G., Korrelationsuntersuchungen an entspreiteten Blattstielen mittels lebender Orchideenpollinien als Wachstumsstoffquelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1934, 79, 681-713.
- MARINESCO, N., l'Action diathermique d'un champ de haute frequence sur les plantes. C. R. Soc. de biol. 1931, 111, 950-952.
- MARSH, G., The origin of electric polarity in the onion root. Journ. Exp. Zool. 1928, 51, 309-325.
- MÜLLER-HETTLINGEN, J., Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen, Pflüger's Archiv 1883, 31, 193-214.
- MUNK, H., (zitiert nach WENT). Arch. f. Anat. u. Phys. 1876, 30, 37.
- NAGAO, M., The production of growthsubstance in root tips. The Science Rep. Tohoku Imp. Univ. Fourth Series Biology 1936, X, 721-732.
- PFEFFER, W., Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. II.
- POHL, R., Die Abhängigkeit des Wachstums der *Avena-Koleoptile* und ihrer sogenannten Wachstumsstoffproduktion vom Auxingehalt des Endosperms. Planta 1936, 25, 720-751.
- PRAT, S., und K. M. MALKOVSKY, Ursachen des Wachstums und der Zellteilung. Protoplasma 1927, II, 312-367.
- RAMSHORN, K., Experimentelle Beiträge zur elektrophysiologischen Wachstums-theorie. Planta 1934, 22, 737-766.
- REHM, W. S., Maintained electrical polarities in region of the axillary buds in

- Phaseolus multiflorus*. Plantphysiology 1936, 11, 365-383.
- ROGENHOFER, G., Wuchsstoffwirkung auf die Kallusbildung bei Holzstecklingen II. Akad. v. Wiss. Wien. Akad. Anz. Nr. 17, 2 Juli 1936.
- SCHUMACHER, W., Untersuchungen über die Wanderung des Fluoreszeins in den Siebröhren. Jahrb. f. wiss. Bot. 1933, 77, 685-732.
- SHEARD, CH. and A. F. JOHNSON, The effects of infrared, visible and ultra violet irradiation on changes in electrical potentials and currents in plants. Science 1930, 71, 246-248.
- SKOOG, F. and K. V. THIMANN, Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by growth hormone. Proc. Nat. Acad. of Sc. 1934, 20, 480-485.
- SMALL, J., A theory of geotropism. The New Phytologist 1920, 19, 49-64.
- SMITH, A. I., The origin of adventitious growth in *Coleus*. Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburgh II, 1925, XXIX, 145-151.
- SMITH, A. I., Adventitious roots in stemcuttings of *Begonia maculata* and *B. semperflorens*. Am. Journ. of Bot. 1936, 23, 511-515.
- SNOW, R., Inhibition and growth promotion. Proc. Roy. Soc. London 1932, III B, 86-106.
- SNOW, R., Upward effects of auxin in coleoptiles and stems. The New Phytologist 1936, 35, 292-305.
- SÖDING, H., Hormone und Pflanzenwachstum. Beih. z. Bot. Ztrbl. Erg. Bd. 1932, 49, 469-481.
- SÖDING, H., Über den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1936, 54, 291-304.
- SÖDING, H., Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. Jahrb. f. wiss. Bot. 1937, 84, 639-671.
- STERN, K., Pflanzenthermodynamik. 1933.
- THIMANN, K. V., The distribution of the growth substance in plant tissues. Journ. of Gen. Phys. 1934, 18, 23-34.
- UMRATH, K., Elektrischer Potentiale pflanzlicher Gewebe. Protoplasma 1928<sup>1</sup>, 4, 539-546.
- UMRATH, K., Über die Erregungsleitung bei sensitiven Pflanzen. Planta 1928<sup>2</sup>, 5, 274-325.
- UMRATH, K., Über die elektrischen Erscheinungen bei thigmischer Reizung der Ranken von *Cucumis melo*. Planta 1935, 23, 47-51.
- VÖCHTING, H., Über Organbildung im Pflanzenreich I. Bonn 1878.
- WARTENBERG, H., A. HEY, O. URHAN, Die elektrometrische Pflanzgutwertbestimmung der Kartoffelknolle. Arb. biol. Reichsanst. f. Land- u. Forstwirtschaft 1935, 21, 331-362.
- WENT, F. W., Wuchsstoff und Wachstum. Diss. Utrecht 1927.
- WENT, F. W., Eine botanische Polaritätstheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1932, 76, 528-557.
- WEY, H. G. VAN DER, Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Diss. Utrecht 1932.
- WULFF, H. D., Galvanotropismus bei Pollenschläuchen. Planta 1935, 24, 602-608.
- YAMAGUTY, Y., Über elektrische Potentialveränderungen an periodisch sich bewegenden Primärblättern von *Canavalia ensiformis* D.C. The Bot. Mag. Tokyo 1932, 46, 216-222.